



**Naturalis**

Repositorio Institucional

<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar>

Universidad Nacional de La Plata

Facultad de Ciencias Naturales y Museo



# **El origen y evolución temprana de las serpientes : Análisis anatómico y filogenético de los ofidios cretácicos y paleógenos de la Patagonia y Bolivia**

**Scanferla, Carlos Agustín**

Doctor en Ciencias Naturales

Dirección: Fernández, Marta

Co-dirección: Novas, Fernando E.

Facultad de Ciencias Naturales y Museo

2010

Acceso en:

<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar/id/20120126001015>



Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons  
Atribución-NoComercial-CompartirIgual 4.0 Internacional



**Naturalis**

Repositorio Institucional  
FCNyM - UNLP

**Universidad Nacional de La Plata**  
**Facultad de Ciencias Naturales y Museo**



**El origen y evolución temprana de las serpientes:  
análisis anatómico y filogenético de los ofidios  
Cretácicos y Paleógenos de la Patagonia y Bolivia**



**Trabajo de tesis para optar al título de Doctor en Ciencias Naturales**

**Carlos Agustín Scanferla**

Directora: Dra. Marta Fernández (Museo de La Plata)

Co-Director: Dr. Fernando E. Novas (Museo Argentino de Ciencias  
Naturales "Bernardino Rivadavia")



## AGRADECIMIENTOS

Ya son 18 años desde la primera vez que entré al subsuelo del Museo de La Plata para comenzar mi actividad en la Paleontología, por consiguiente es larga la lista de gente que me ha ayudado y actualmente me ayuda a ser mejor persona y paleontólogo.

En primer lugar debo agradecer a los “culpables” de que yo haya encontrado la actividad que más satisfacción me produce, ellos son mi abuelo José Pedro Pagalday, y la “condimentadota” de todo esto, mi amiga María Luisa Punte. Gracias a ellos pude comenzar a transitar este camino con corazón, sin esas primeras inquietudes que ellos generaron en mí nada de esto hubiera pasado. A ellos la dedicatoria de esta tesis.

En segundo lugar quiero agradecerle a las personas que SIEMPRE, incondicionalmente me han aportado lo mejor sólo esperando como compensación lo mejor para mí, mi familia Juan Carlos Scanferla, Margarita Pagalday, María Costanza Scanferla, Martín DiDomenicantonio mis abuelos Laurinda y José, y los más recientes componentes de ella, Santino y Delfina. Espero con el correr de los años poder devolverles aunque sea una parte de la abundante generosidad, comprensión y cariño que he recibido de ellos. GRACIAS!.

A Marta Fernández, mi directora de tesis, quien me motivó y guió durante este trayecto que ocupó nada más ni nada menos que 5 años de mi vida. A Fernando Novas, mi codirector de tesis, quien a mis 16 años me invitara a trabajar a la Patagonia y desde ese día trabajamos en conjunto en el MACN. Mucho de lo que soy como Paleontólogo se lo debo a él. A ellos debo rigurosidad y compromiso con el contenido de esta tesis, espero no haberlos decepcionado. Gracias por el aguante!.

A Roberto Campanino, mi gran amigo de la infancia, futuro padre y fundamental cable a tierra a la realidad, tan difícil de mantener en el trajín de la actividad científica. Gracias enano querido!.

A mis amigos del ambiente paleontológico, con los cuales compartimos amistad, “paleo”, y camaradería (se puede pedir algo más?): Javier “Sapo”

Ochoa, Lucas Pomi, Juan Ignacio Canale, Federico Agnolín, Santiago Reuil y Ricardo Bonini. Ellos me hacen entender y recordar cotidianamente lo maravilloso que puede uno sentirse haciendo Paleontología, este sentimiento es el mayor responsable de mis logros en esta sorprendente rama del conocimiento humano. Gracias Kamaradas!

A mis amigos neontólogos Rodrigo Cajade, Facundo Llompart, Jorge Meriggi, Nacho Gould, Lucas Bustos, Diego Barrasso, y Santiago Nenda, en primer medida por colaborar ampliando mi visión acerca de los reptiles actuales, como así también por su amistad y los buenos momentos compartidos y por compartir.

A las personas que me abrieron las puertas de la División de Paleontología de Vertebrados (MLP) a tan temprana edad: Rosendo Pascual, Juanjo Moly, Marcelo Reguero y Javier Posik. Debe ser una gran carga el soportar a un niño de 12 años pulular por tu lugar de trabajo. Gracias a ellos pude pasar muchos años de mi juventud entre los huesos fósiles alojados en el Museo de La Plata, además de transmitirme valiosas sapiencias que, como todo buen conocimiento, comencé a entender más adelante.

A Sebastián Cevasco y Francisco “Pancho” Prevosti, con quienes compartimos momentos memorables en el Museo de La Plata y en el campo durante las primeras etapas de mi ingreso a esta disciplina.

A la banda del laboratorio del MACN, Diego Pais, Ariel Méndez, Martín Ezcurra, Fernando Spinelli, Marcelo Isasi, Marcelo Miñana, quienes desinteresadamente me han ayudado de múltiples maneras y con quienes sigo compartiendo buenos momentos. Extiendo este agradecimiento a la gente del laboratorio de Icnología del MACN (Vicky Sánchez, Laura Sarzetti, Mirta García, Pepe Laza, Jorge Genise y Eduardo Bellosi) por la ayuda dispensada y la buena onda durante estos 5 años en el caluroso/congelante 2º Piso del MACN.

A Pablo Puerta, quien mediante su pequeña estatura y enorme conocimiento me enseñó gran parte de lo que sé para evitar destruir la materia prima del paleontólogo, los fósiles.

Colegas-Amigos con los cuales he compartido lo mejor de la Paleo, el campo. Rubén Martínez, Marcelo Luna, y Gabriel Casal (UNPSJB), Diego Pol, Pablo Puerta, Magalí Cárdenas (MEF), Alfredo Ambrosio y Daniel Hauk, Ale Molinari.

A Anjan Bhullar y Krister Smith, quienes me han ayudado enormemente durante mis estancias en EEUU, y con los que hemos compartido grandes charlas acerca de la Paleontología, cada uno desde su punto de vista “geopolítico”.

A Chris Bell (Universidad de Texas) quien me abrió las puertas de su increíblemente completa biblioteca sobre herpetología, además del soporte que me suministró durante mis estancias en Texas.

A Jacques Gauthier (Universidad de Yale) quien contribuyó económicamente con mi primer viaje a EE UU, el cual produjo las imágenes de Tomografía utilizadas para la descripción de *Dinilysia* (acostúmbrese lector, este nombre aparece 100000 veces en este manuscrito).

A las personas encargadas de las colecciones que visité: Alejandro Kramarz (MACN), Lucas Pomi y Marcelo Reguero (MLP), Jorge Williams (MLP), Gustavo Carrizo y Julián Faivovich (MACN), Sonia Krestchmar (FML), Jorge Calvo (MUCPV), Darrel Frost (AMNH), Mark Norrel y Carl Mehling (AMNH), Chris Bell (UT).

A la gente de las bibliotecas del MLP (Leticia, Laura, Marta, Susana) y MACN (Marta del Priore), proveedoras fundamentales de la escasa aunque valiosa bibliografía presente en las bibliotecas nacionales.

Matthew Colbert y Jessie Maisano (Universidad de Texas) por la buena onda durante el escaneo de los ejemplares de *Dinilysia* y la estancia en el CT facilities de la Universidad de Texas.

Por último, sin lugar a dudas debo estar olvidándome de gente que me ha ayudado en mayor o menor medida a llevar esta tesis adelante, mis más sinceras disculpas.

# INDICE

## AGRADECIMIENTOS

## RESÚMEN y ABSTRACT

<b>1 – Introducción</b>	Pág. 1
<b>2 - Materiales y métodos</b>	Pág. 10
<b>2.1</b> Materiales utilizados	Pág. 11
<b>2.2</b> Información molecular	Pág. 17
<b>2.3</b> Técnicas de preparación de los especímenes utilizados	Pág. 22
<b>2.4</b> Nomenclatura anatómica y definiciones	Pág. 22

## I. LOS SQUAMATA SERPENTIFORMES DEL CRETÁCICO SUPERIOR DE LA PATAGONIA

<b>3 – Análisis de los ejemplares correspondientes a <i>Najash rionegrina</i> Apesteguia y Zaher, 2006</b>	Pág. 33
<b>3.1</b> Geología, edad de los niveles portadores y status curatorial del material estudiado de <i>Najash rionegrina</i>	Pág. 34
<b>3.2</b> Descripción anatómica y comparaciones	Pág. 37
<b>3.3</b> Discusión	Pág. 63
<b>4 – Análisis de los ejemplares conocidos de <i>Dinilysia patagonica</i> Smith-Woodward, 1901</b>	Pág. 72
<b>4.1</b> Status curatorial del material holotipo, localidades y edad de los ejemplares estudiados	Pág. 73
<b>4.2</b> Redescrípción de la anatomía craneana de <i>Dinilysia patagonica</i>	Pág. 80
<b>4.3</b> El neurocráneo de <i>Dinilysia patagonica</i> a través de la tomografía	

computada de rayos-X	Pág. 113
4.4 Variaciones ontogenéticas en el esqueleto cefálico de <i>Dinilysia patagonica</i>	Pág. 132
4.5 Discusión	Pág. 146

## II. LAS NUEVAS SERPIENTES DEL PALEOCENO DE BOLIVIA

<b>5 – Descripción de las serpientes exhumadas en la Formación Santa Lucía (Paleoceno, Bolivia)</b>	Pág. 164
5.1 Procedencia geográfica y estratigráfica de los nuevos ejemplares	Pág. 165
5.2 Descripción del esqueleto craneano y postcraneano de una nueva serpiente Macrostromata (Taxón A)	Pág. 167
5.3 Descripción del esqueleto craneano de una nueva serpiente Macrostromata (Taxón B)	Pág. 183

## III. FILOGENIA

<b>6 - Análisis de caracteres y formulación de hipótesis filogenéticas</b>	Pág. 195
6.1 Revisión de las hipótesis filogenéticas propuestas previamente para las serpientes	Pág. 196
6.2 Análisis filogenético	Pág. 209
6.2.1 Definición de clados mayores	Pág. 210
6.2.2 Taxones utilizados como terminales	Pág. 210
6.2.3 Caracteres utilizados	Pág. 224
6.2.4 Matriz de datos	Pág. 290
6.2.5 Metodología cladística	Pág. 291
6.3 Resultados	Pág. 293
6.4 Discusión	Pág. 302

## IV. ASPECTOS PALEOBIOLÓGICOS

<b>7 – Paleobiología de <i>Dinilysia patagonica</i></b>	Pág. 314
<b>7.1</b> Tamaño corporal, paleoambiente de depositación y modo de vida de <i>Dinilysia patagonica</i>	Pág. 315
<b>7.2</b> Aspectos funcionales relacionados con la alimentación de <i>Dinilysia patagonica</i>	Pág. 327

## V. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

<b>8 – Discusión</b>	Pág. 347
<b>8.1</b> <i>Najash</i> , <i>Dinilysia</i> , y su implicancia en el origen de las serpientes	Pág. 348
<b>8.1.1</b> Principales corolarios acerca del debate sobre el origen de las serpientes	Pág. 348
<b>8.1.2</b> Habitos de vida y principales transformaciones anatómicas acaecidas durante la evolución de las serpientes	Pág. 358
<b>8.2</b> Las nuevas serpientes del Paleoceno de Bolivia y la evolución de los Macrostromata derivados	Pág. 378
<b>8.2.1</b> El Taxón A y su implicancia en el registro fósil de las boas enanas	Pág. 378
<b>8.2.2</b> El Taxón B y la evolución del sistema de inoculación de veneno en las serpientes	Pág. 387
<b>9 – Conclusiones</b>	Pág. 396
<b>Literatura citada</b>	Pág. 402
<b>Apéndice I</b>	Pág. 440
<b>Apéndice II</b>	Pág. 511

## RESÚMEN

Este trabajo de tesis doctoral tiene como objetivo principal el análisis de dos relevantes escamados procedentes del Cretácico Superior de la Patagonia Argentina, *Najash rionegrina* y *Dinilysia patagonica*, como así también dos nuevas serpientes avanzadas del grupo de los Macrostromata, (denominados Taxón A y B) procedentes de la localidad del Terciario Inferior (Paleoceno) de Tiupampa, Bolivia. Se realizó un análisis anatómico detallado de estos taxones fósiles en conjunto con un gran número de representantes de los más relevantes grupos de serpientes actuales, complementando estas observaciones con imágenes obtenidas a través de tomografía computada de rayos X y microscopía electrónica. Para evaluar las relaciones filogenéticas de los taxones motivo de esta tesis se realizó un análisis cladístico en el cual se combinaron datos morfológicos y moleculares, el cual arrojó novedosos resultados como así también la confirmación de algunos grupos previamente propuestos. *Najash rionegrina* y *Dinilysia patagonica* constituyen sucesivos grupos hermanos de todas las demás serpientes fósiles y vivientes, de esta manera quedando ambos taxones excluidos del clado Serpentes. A su vez, el grupo de escamados más cercanamente emparentado a este grupo son los saurios ápodos fosoriales Amphisbaenia-Dibamidae. Las serpientes marinas cretácicas de Medio Oriente (*Pachyrhachis*, *Haasiophis* y *Eupodophis*), como así también los “Madtsioideos” australianos (*Wonambi* y *Yurunggur*) se emplazan claramente dentro de Serpentes, constituyendo grupos bien definidos dentro de Macrostromata, aunque con afinidades inciertas con los demás clados de este gran grupo de serpientes avanzadas. Estos rasgos topológicos obtenidos indican que el origen de las serpientes aconteció en ambientes terrestres, sugiriendo a su vez que la alternancia de hábitos de vida fosorial-de superficie presentes en los taxones que conforman el linaje de escamados que dio origen al grupo modeló el plan corporal que hoy en día poseen las serpientes. El Taxón A constituye el grupo hermano de los Tropidophiidae (*Tropidophis* y *Trachyboa*), serpientes Macrostromata actuales distribuidas en Centro y Sudamérica,

constituyendo así el primer taxón fósil relacionado a este grupo de serpientes Neotropicales. Así, es posible inferir que la historia de estas serpientes posee una edad mínima de 60 millones de años en el continente Americano, siendo congruente con la hipótesis que plantea un origen de los Tropicophiidae en este continente. El Taxón B emerge como el grupo hermano de Caenophidia, grupo que incluye a las serpientes más derivadas, constituyendo la primer evidencia en lo que respecta a los orígenes del grupo de serpientes más diverso en la actualidad. La morfología del maxilar y su dentición de tipo anisodonte con una notoria diastema permite inferir que dicha especie poseyó un sistema de inoculación de veneno, el cual representa el registro más antiguo de dicho complejo morfofuncional. Así, la presencia de sistemas de inoculación de veneno parece no ser un atributo propio de los Caenophidia más derivados como fuera planteado previamente, indicando que el/los sistemas de inoculación de veneno en serpientes estuvieron más ampliamente distribuidos dentro de los Macrostromata de lo que se pensó previamente. Así, gracias a su creciente registro fósil, América del Sur emerge como una de las regiones del planeta con mayor relevancia en cuanto al origen y evolución de las serpientes.

## ABSTRACT

This doctoral thesis research has as a major goal the analysis of two relevant Cretaceous squamates from de Argentinean Patagonia, *Najash rionegrina* y *Dinilysia patagonica*, as well as two new derived macrostomatan snakes (referred as taxon A and B), coming from the Paleocene locality of Tiupampa, Bolivia. A detailed anatomical analysis of these fossil taxa and a large number of members of the most important groups of extant snakes was performed, nourishing these observations with images obtained through X-ray computer tomographies and electronic microscopy. In order to evaluate the phylogenetic relationships of the taxa studied in this thesis, a phylogenetic analysis, combining morphological and molecular data, was conducted. This analysis found



novel results, as well as the confirmation of some previously recovered groups. *Najash rionegrina* and *Dinilysia patagonica* constitute successive sister-taxa of all other extinct and extant snakes, thus being excluded from the clade Serpentes. Meanwhile, the groups of squamates more closely related to the latter clade are the fossorial apod saurians Amphisbaenia-Dibamidae. The Cretaceous marine snakes of Middle Orient (*Pachyrhachis*, *Haasiophis* y *Eupodophis*), as well as the Australian “madtsoids” (*Wonambi* and *Yurunggur*), are clearly nested within Serpentes, constituting well-defined groups within Macrostromata, although with uncertain affinities with the remaining clades of this group of derived snakes. These topological traits suggest that the origin of snakes occurred in continental environments and that the alternation with a mode of life fossorial-of surface, present in taxa included in the lineage of squamates that gave origin to this group, modeled the body plan that nowadays snakes exhibit. The taxon A is the sister-group of the Tropidophiidae (*Tropidophis* y *Trachyboa*), extant macrostromatan snakes distributed in Central and South America, being the first fossil taxon related with this clade of Neotropical snakes. Thus, it can be inferred that the history of these snakes has a minimum age of 60 millions years in the American continent, being in agreement with the hypothesis that postulates the origin of the Tropidophiidae in this continent. The taxon B is found as the sister-group of the Caenophidia, clade that includes the most derived snakes, constituting the first evidence regarding the origin of the most diverse group of extant snakes. The maxillary morphology and its anisodont dentition with a conspicuous diastema allow inferring that this species presented a venom-delivery system, which represent the oldest known record of such morpho-functional system in squamate reptiles. Thus, the presence of a venom-delivery system seems to have not been a trait exclusive of the more derived Caenophidia as it was previously suggested, indicating that the venom-delivery system/s in snakes was more widely distributed among macrostromatan snakes than it was previously thought. Due to its crescent fossil record, South America

raises as one of the regions of the planet of more relevance regarding the origin and evolution of snakes.

## Capítulo 1- Introducción



Las serpientes representan uno de los grupos animales que más interés ha suscitado dentro de las diversas y numerosas culturas que se han sucedido desde la antigüedad hasta nuestros días. La participación de estos reptiles en la iconografía mitológica y religiosa (Serpiente del Génesis, serpientes milenarias fundadoras del universo como Ophion en la antigua Grecia, son sólo algunos ejemplos) demuestra nuestra fascinación hacia las serpientes y su importancia en el quehacer cultural humano (Fig. 1). Más aún, este rol en la historia del hombre pudo ir mas allá de los aspectos culturales, habiendo podido intervenir en nuestra propia evolución mediante la estimulación del desarrollo de ciertas regiones del cerebro en primates (Isbell, 2006).

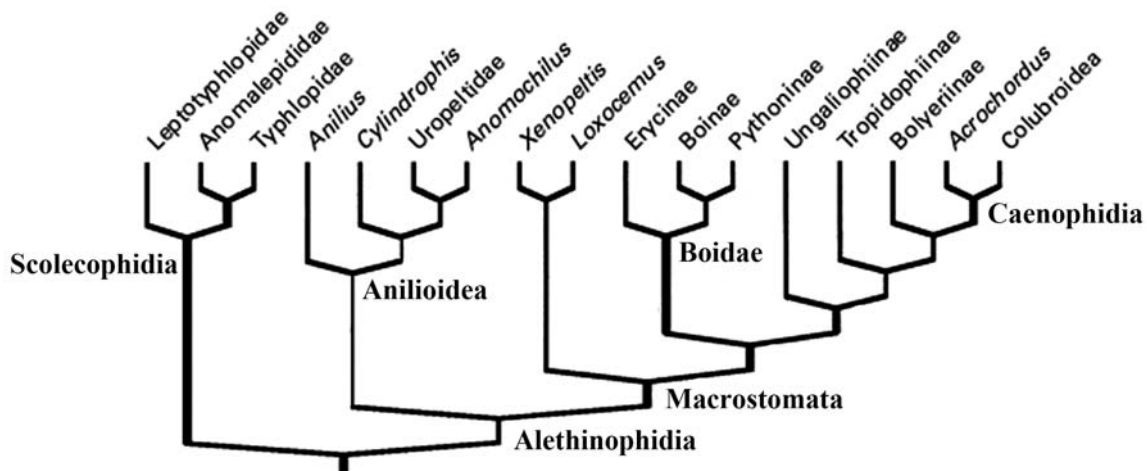


**Figura 1. A, Nagas, deidades hindúes del inframundo con múltiples cabezas de serpiente; B, Apophis, deidad serpentiforme del antiguo Egipto, enemigo del orden; C, Medusa, monstruo ctónico griego, cuyo cabello estaba reemplazado por serpientes y convertía a la gente en piedra cuando miraban su rostro; D, Quetzalcoatl, deidad Mesoamericana, representada por una serpiente emplumada.**

Como era de esperarse, la ciencia moderna no ha escapado a este particular interés, siendo sus particulares rasgos anatómicos y biología en general motivo de

profundos estudios. Así, su condición apoda, las articulaciones altamente móviles de los huesos que conforman la cavidad oral (en asociación con el modo de alimentación consistente en engullir presas enteras) y la producción y particular tipo de sistema de inoculación de veneno por parte de numerosas especies, generó y genera especial interés en la Biología moderna (Gans, 1961; Kardong, 1982; Kochva, 1987).

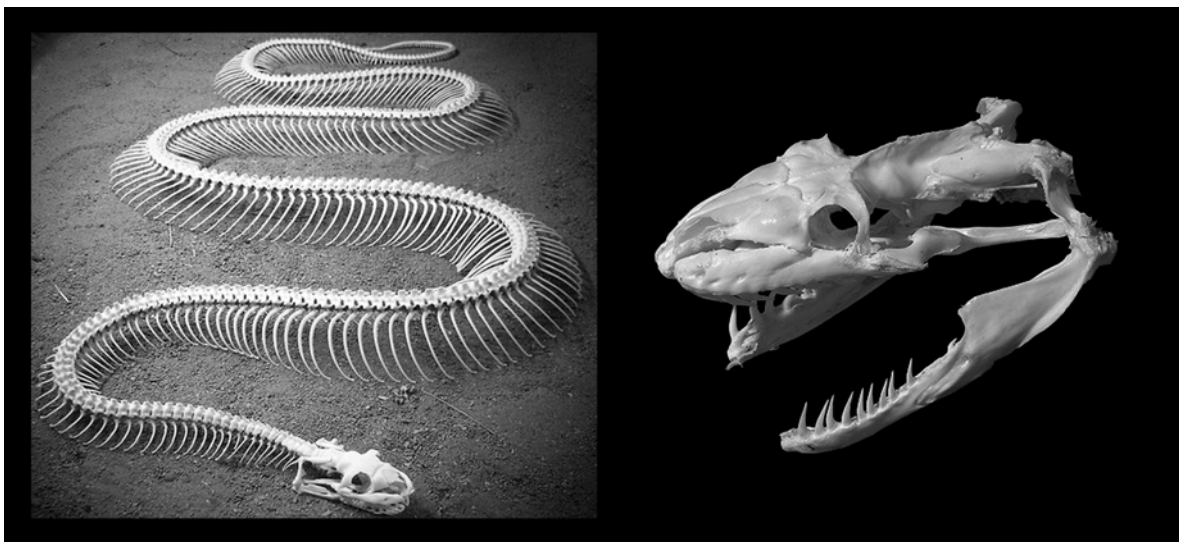
Las serpientes constituyen un grupo de amniotas (Diapsida, Lepidosauria, Squamata), con aproximadamente 3100 especies distribuidas en todos los continentes (excepto Antártida), siendo así el segundo grupo más especioso de reptiles en la actualidad (Uetz, 2008). Además, las serpientes despliegan una remarcable diversidad morfológica y ecológica, existiendo especies diminutas fosoriales (*Leptotyphlops carlae*, 104 mm; Hedges [2008]) hasta serpientes fósiles de más de 12 metros de largo (†*Titanoboa cerrejonensis*; Head et al. [2009]). Mas allá de esta rica diversidad ecomorfológica, es de destacar que todas las serpientes actuales (y muy probablemente las extintas) poseen una exclusiva dieta animalívora (Greene, 1997; Cundall y Greene, 2000).



**Figura 2. Una de las hipótesis filogenéticas de Serpientes propuestas recientemente, mostrando los principales grupos de serpientes actuales. Modificado de Lee y Scanlon (2002).**

La anatomía de las serpientes resulta sumamente particular, siendo uno de los pocos grupos de tetrápodos que ha perdido totalmente sus miembros (Fig. 3). Esta particular condición, junto a la extraordinaria capacidad de captura y tratamiento

oral de las presas (particularmente desarrollada en los grupos vivientes más derivados y diversos), han modelado de manera extrema la anatomía de las serpientes. El cráneo de las serpientes se encuentra conformado por dos principales unidades: por un lado se encuentran los elementos de origen dérmico y el esplanocráneo, el cual puede ser idealizado como una compleja serie de elementos óseos articulados, siendo las barras maxilares y pterigopalatinas los elementos con dientes y con un notable grado de movimiento, al igual que la mandíbula, la cual posee ambas ramas mandibulares conectadas sólo por ligamentos; por otro lado se encuentra el neurocráneo, el cual está conformado por una serie de huesos de origen endocondral, que a diferencia de los demás reptiles Squamata no se encuentran fusionados, y que conforman una unidad completamente cerrada para albergar al encéfalo y oído interno, condición compartida con pequeños grupos de escamados actuales (e.g. anfisbaenidos). El postcráneo de las serpientes posee como características principales la ausencia total de miembros, existiendo en algunos casos relictos de la cintura pélvica en los grupos basales (e.g. *Scolecophidia*), y el enorme número de vértebras presacras o precloacales, característica típica de los



**Figura 3.** Esqueleto y detalle del cráneo de *Python reticulatus*, serpiente del grupo de los Macrostromata.

tetrápodos sin miembros. Estas vértebras poseen una mayor complejidad que la observada en otros reptiles escamados, exhibiendo estructuras tales como el



complejo zigosfeno-zigantro (para mejorar el encastre entre elementos) como así también numerosos procesos y superficies para la inserción de la musculatura axial, la cual se encuentra sumamente desarrollada para permitir los movimientos ondulatorios altamente desarrollados en la locomoción sin miembros (Gans, 1962; Gasc, 1967).

El registro fósil de las serpientes resulta ser sumamente fragmentario, sin embargo es usual hallar restos vertebrales en los yacimientos Sudamericanos, siendo pocos los especímenes asociados/articulados útiles para conocer con certeza la filiación de los mismos. Los representantes más antiguos del grupo se remontan a comienzos del Cretácico tardío (Rage, 1984), aunque nuevas evidencias aportadas por técnicas moleculares indican que las serpientes poseen una mayor antigüedad (ver Vidal et al., 2009). Así, debido a la incompletitud del registro fósil, conocemos muy poco acerca de la evolución de las serpientes. De hecho, grandes interrogantes existen aún acerca del origen del grupo en general, como así también desconocemos en gran medida la historia de los numerosos clados de serpientes actuales (Underwood, 1967a; Rieppel, 1988b; Lee y Scanlon, 2002).

Afortunadamente, Sudamérica cuenta con un importante registro de ofidios fósiles que, aunque restringido a unas pocas especies, es sumamente informativo acerca de la anatomía, filogenia y hábitos de las serpientes más primitivas conocidas (Albino, 1996, 2007). En las distintas localidades fosilíferas del Cretácico Superior de Patagonia se han exhumado numerosos restos aislados de serpientes fósiles (Albino, 1986, 1994, 2000; Gómez y Báez, 2006; Gómez et al., 2008). Incluso hasta no hace muchos años, el Cretácico Superior de Patagonia ostentaba el mérito de haber brindado el único material craneano conocido de una serpiente Mesozoica, la especie *Dinilysia patagonica* hallada y descrita a principios del siglo XX (Smith-Woodward, 1901; Estes et al., 1970). Esta relevante especie fósil fue históricamente incluida dentro del clado Serpentes, aunque actualmente se encuentra en duda esa hipótesis (ver Lee y Scanlon, 2002), por lo que resulta sumamente necesario realizar una exhaustiva revisión del material existente a fin de conocer con mayor certeza las relaciones filogenéticas de esta importante especie fósil. En tiempos recientes,

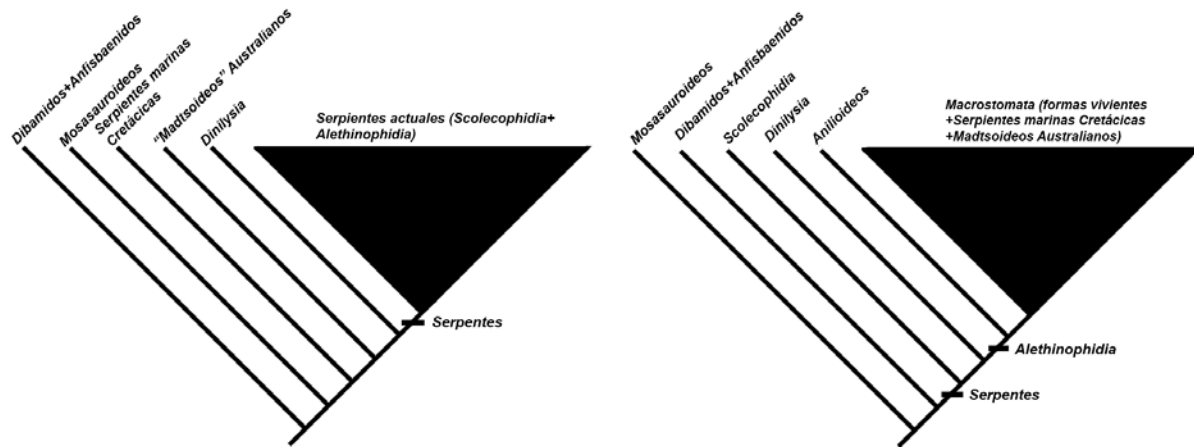
gracias a la mayor exploración de los terrenos Cretácicos Patagónicos, se han recuperado un número importante de ejemplares de *Dinilysia*, como así también restos de otras serpientes, siendo el hallazgo reciente más relevante el de la serpiente primitiva *Najash rionegrina* (Apesteguia y Zaher, 2006). A este destacado registro patagónico, se suma la aparición de especímenes inéditos muy bien preservados en estratos Paleocénicos de la República de Bolivia. Estos restos constituyen las serpientes más completas halladas en el Paleogeno Sudamericano, los cuales muy probablemente representen novedosos registros de grupos avanzados de serpientes, de los cuales virtualmente desconocemos su historia evolutiva en este continente.

En los últimos años el origen de las serpientes se ha convertido en un tópico candente de la paleontología de vertebrados, como lo demuestra la profusa bibliografía publicada a partir de 1997 (Caldwell & Lee, 1997; Zaher, 1998; Zaher y Rieppel, 1999b; Lee y Caldwell, 2000; Tchernov et al., 2000, Rage y Escuillié, 2000; Zaher y Rieppel, 2002; Lee, 2005b; Scanlon, 2006; Apesteguia y Zaher, 2006). La aparición de una serie de especímenes fósiles exquisitamente preservados en Medio Oriente y Australia renovó de manera notable la discusión sobre las hipótesis acerca del origen del grupo. En la actualidad pueden reconocerse dos grandes hipótesis para explicar el origen de las serpientes (Fig. 4). Por un lado se interpreta que el origen de los ofidios se produjo a partir de un grupo de mosasauroideos (lagartos escamados marinos), hipotetizando como escenario más probable de las transformaciones anatómicas del grupo al medio acuático (teoría resurgida a partir del estudio de las serpientes marinas Cretácicas de Medio Oriente). Por otro lado, y en contraposición con las ideas antedichas, se encuentra la hipótesis que sostiene que las serpientes están más cercanamente emparentadas con lagartos apodos de hábitos fosoriales, como los *Amphisbaenia* y *Dibamidae* actuales, proponiendo como ambiente de las transformaciones que dieron origen al grupo al medio terrestre.

Como era de esperarse, la revolución producida en la sistemática tradicional por la utilización de nuevas técnicas moleculares produjo y está produciendo hipótesis filogenéticas novedosas en el grupo de las serpientes (Heise et al., 1995;



Vidal y Hedges, 2002; 2004; Slowinski y Lawson, 2002; Vidal y David, 2004; Lee, 2005; Lee et al., 2007; Vidal et al., 2007). De hecho, algunas señales filogenéticas observadas en estas hipótesis contrastan significativamente con las filogenias más tradicionales formuladas en base a información morfológica (Fig. 2), lo cual abre nuevos frentes de discusión en lo que respecta a la filogenia de las serpientes y a nuestro entendimiento sobre su evolución.



**Figura 4.** Actualmente, las relaciones filogenéticas de las serpientes se encuentran representadas por dos hipótesis, las cuales difieren fundamentalmente en la posición de los taxones fósiles mejor conocidos (las serpientes marinas Cretácicas de Medio Oriente, los “Madtsoiidae” Australianos, y *Dinilysia patagonica*) y el grupo hermano del clado Serpentes (dibamidos+anfisbaenidos versus mosasauroideos).

En este contexto, el objetivo primario de esta tesis doctoral es realizar un estudio integrador de los materiales nuevos y otros ya descubiertos de serpientes fósiles Cretácicas y Paleógenas Sudamericanas, con el fin de aportar datos relevantes para intentar responder y/o poner a prueba hipótesis previas sobre la historia evolutiva de las serpientes. Para ello, en primer medida se realizará una descripción exhaustiva del material existente de las especies fósiles *Najash rionegrina* Apesteguía y Zaher y *Dinilysia patagonica* Smith-Woodward, contando para esta última especie novedosa información aportada por tecnología en imágenes de tomografía de rayos X, como así también material inédito. De esta manera se intentará completar nuestro conocimiento sobre la anatomía de estos relevantes reptiles escamados. La segunda sección de esta tesis tratará sobre materiales

inéditos y exquisitamente preservados de serpientes derivadas procedentes del Paleoceno de Bolivia, los cuales poseen material craneano, situación que, como ya se mencionara anteriormente, resulta extremadamente infrecuente en el registro fósil del grupo. Con esta información anatómica se procederá a la formulación de hipótesis filogenéticas (con información morfológica y molecular) que permitan dilucidar por un lado la posición filogenética de los taxones previamente mencionados, como así también tratar de discutir bajo este nuevo cuerpo de información las hipótesis previas acerca del origen y evolución del clado Serpentes.

Dentro de esta tesis, los objetivos particulares a desarrollar son:

#### ***Descriptivos/anatómicos***

- Descripción anatómica detallada y comparaciones de los especímenes publicados e inéditos de *Najas rionegrina*, *Dinilysia patagonica* (incluyendo imágenes obtenidas mediante tomografía de rayos X), y de los especímenes de serpientes exhumados en el Paleoceno de la Formación Santa Lucía (Paleoceno, Bolivia)

#### ***Sistemáticos/filogenéticos***

- Análisis de los distintos conjuntos de caracteres osteológicos previamente utilizados para la formulación de hipótesis filogenéticas, en conjunto con la definición de los nuevos caracteres osteológicos incorporados en este trabajo de tesis
- Confección de una matriz de datos osteológicos y moleculares de secuencias génicas mitocondriales y nucleares (obtenidas del GenBank), y formulación de hipótesis filogenéticas a partir de los sets de datos analizados
- Discusión y análisis de las hipótesis filogenéticas obtenidas con respecto a hipótesis previamente publicadas

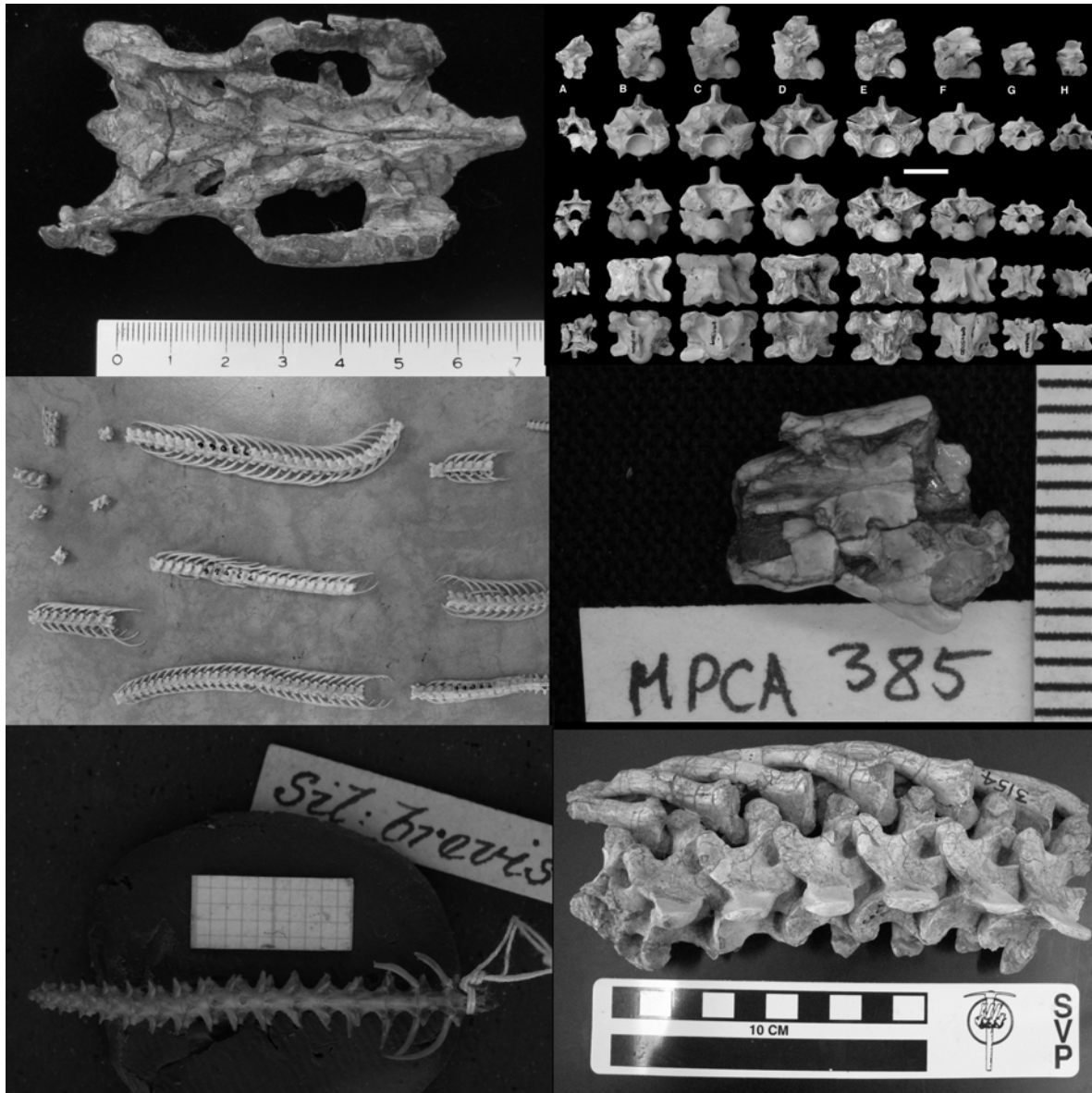
#### ***Paleobiológicos***

- Análisis paleoecológico de *Dinilysia patagonica*, incluyendo aspectos tafonómicos y morfo-funcionales, entre los que se encuentran la estimación de longitud corporal y el análisis de los posibles modos de vida de este taxón
- Análisis morfofuncional sobre la kinesis craneana

***Hipótesis de trabajo principales para esta tesis doctoral:***

- La posición filogenética de *Najash rionegrina* y *Dinilysia patagonica* es externa al “crown-group” Serpentes, representando los taxones mas cercanamente emparentados a las serpientes
- *Najash* y *Dinilysia* no conforman un clado de serpientes primitivas gondwánicas
- *Dinilysia patagonica* era una especie de aproximadamente 2 metros de longitud, la cual no utilizaba la constricción para la manipulación de las presas, y habitaba ambientes de superficie semidesérticos
- Los ejemplares fósiles procedentes del Paleoceno de Bolivia son serpientes Macrostromata
- Las serpientes se originaron a partir de un ancestro terrestre no fosorial, el cual vivió en la superficie o utilizaba refugios naturales y cuevas ya elaboradas
- Los sistemas de inoculación de veneno son una característica propia de las serpientes más derivadas (Colubroides)

## Capítulo 2 – Materiales y métodos



## 2.1 Materiales osteológicos utilizados

Para la realización de este trabajo de tesis doctoral se han revisado los materiales de Squamata fósiles y actuales de las siguientes colecciones nacionales y extranjeras:

**AMNH-** American Museum of Natural History, Nueva York, Estados Unidos.  
Departamento de Herpetología

AMNH 85647 *Cylindrophis ruffus*

AMNH 85496 *Cylindrophis maculatus*

AMNH 85076 *Rhinophis drummondhayi*

AMNH 43343 *Uropeltis ceylanica*

AMNH 110151 *Loxocemus bicolor*

AMNH 99701 *Eryx johnii johnii*

AMNH 143770 *Eryx miliaris*

AMNH 46690 *Tropidophis melanurus*

AMNH 73066 *Tropidophis canus*

AMNH 82880 *Tropidophis melanurus melanurus*

AMNH 93002 *Tropidophis melanurus melanurus*

AMNH 7386 *Tropidophis semicinctus*

AMNH 81128 *Tropidophis feicki*

AMNH 81132 *Tropidophis feicki*

AMNH 45839 *Tropidophis canus canus*

AMNH 28982 *Trachyboa gularis*

AMNH 62639 *Ungaliophis panamensis*

AMNH 58845 *Ungaliophis panamensis*

AMNH 102892 *Exiliboa placata*

AMNH 140813 *Acrochordus javanicus*

AMNH 66367 *Acrochordus granulatus*

Departamento de Paleontología de Vertebrados

AMNH FR 3156 *Madtsoia bai*

AMNH FR 3157 *Madtsoia bai*  
AMNH FR 3154 *Madtsoia bai*  
AMNH FR 3155 *Madtsoia bai*  
AMNH FR 3809 *Boavus sp.*  
AMNH FR 3850 *Boavus idelmani*  
AMNH FR 6058 *Boavus occidentalis*  
AMNH FR 3826 *Coniophis carinatus*  
AMNH 26996 *Coniophis precedens*  
AMNH 22852 *Coniophis precedens*  
AMNH 26424 *Coniophis sp*  
AMNH FR 7661 *Cheilophis huerfanoensis*  
AMNH FR 14600 *Paraepicrates brevispondylus*  
AMNH FR 8956 *Paraepicrates brevispondylus*  
AMNH FR 8957 *Paraepicrates brevispondylus*  
AMNH FR 1598 *Calamagras talpivorus*  
AMNH FR 1658 *Calamagras murivorus*  
AMNH FR 3830 *Dunnophis microechinis*  
AMNH FR 8974 *Dunnophis sp*

Material comparativo perteneciente al Departamento de Paleontología de vertebrados

AMNH 41 *Ophisaurus sp.*  
AMNH 1041 *Varanus bengalensis*  
AMNH 1269 *Iguana iguana*

**FML-** Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina.  
Instituto de Herpetología  
FML 896 *Mabuya dorsivittata*  
FML 1013-8 *Feylinia grandisquamis*  
FML 1010 *Feylinia currori*

FML 2422 *Homonota fasciata*  
FML 2304, 3484 *Ophiodes* sp.  
FML 14813, 14814 *Varanus* sp.  
FML 970 *Loxocemus bicolor*

**IAA-** Instituto Antártico Argentino  
IAA-2000-JR-FSM-1 *Taniwhasaurus antarcticus* (holotipo)

**MACN-** Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”,  
Buenos Aires, Argentina.

Sección Herpetología

MACN 8817 *Anilius scytale* (6 ejemplares adultos)

CENAI 3883 *Anilius scytale* (ejemplar juvenil)

MACN 7568 *Xenopeltis unicolor*

MACN 39025 *Boa constrictor*

MACN 36529 *Ophisaurus apodus*

MACN 39026 *Python molurus*

MACN 39027 *Python molurus*

MACN 33420 *Philodryas matogrossensis*

MACN 39064 *Heloderma suspectum*

CENAI 3881 *Naja nivea*

CENAI 3838 *Nerodia rhombifer*

CENAI 3853 *Dasypeltis scabra*

CENAI 3856 *Philotamnus hoplogaster*

MACN 3857 *Mehelya capensis*

CENAI 3858 *Macrelaps microlepidotus*

CENAI 3386 *Bitis arietans*

CENAI 3783 *Parias sumatranus*

CENAI 3887 *Bungarus fasciatus*

MACN S/N *Dendroaspis polylepis*

Sección Paleontología de Vertebrados

MACN 976 *Dinilysia patagonica*

MACN N-26 *Dinilysia patagonica*

MACN N-104 *Dinilysia* cf. *D. patagonica*

MACN N-27 *Dinilysia patagonica*

MACN RN-1013 *Dinilysia patagonica*

MACN RN-1014 *Dinilysia patagonica*

MACN RN-1015 *Dinilysia patagonica*

MACN RN-1017 *Dinilysia patagonica*

MACN RN-1018 *Dinilysia patagonica*

MACN-RN 27 *Alamitophis argentinus*

MACN-RN 32 *Rionegrophis madtsoioides*

MACN-RN 33 *Patagoniophis parvus*

MACN-RN 38 *Alamitophis elongatus*

MACN 11135 *Madtsoia bai* (Copia del AMNH 3155)

**MECN-** Museo Ecuatoriano de Ciencias Naturales. División de Herpetología.

MECN 3037 *Tropidophis taczanowskyi*

MECN 2240 *Trachyboa boulengeri*

**MEF-** Museo Paleontológico “Egidio Feruglio”, Chubut, Argentina.

MPEF-PV 643 *Alamitophis argentinus*

MPEF-PV 1351 *Dinilysia* sp.

**MHNC-** Museo de Historia Natural “Alcide D’Orbigny”, Cochabamba, Bolivia.

MHNC 1321 *Taxón A*

MHNC 13486 *Taxón A*

MHNC 13487 *Taxón A*

MHNC 13488 *Taxón A*



MHNC 13323 *Taxón B*

**MLP-** Museo de La Plata, Buenos Aires, Argentina.

División Paleontología de Vertebrados

MLP 26-410 *Dinilysia patagonica* (holotipo)

MLP 71-VII-29-1 *Dinilysia patagonica* (paratipo de *Comahueophis ragei*)

MLP 79-II-27-1 *Dinilysia patagonica* (paratipo de *Comahueophis ragei*)

MLP 79-II-27-2 al 17 *Dinilysia patagonica*

División Herpetología

MLP.R 5209 *Varanus niloticus*

**MPCA-** Museo Provincial “Carlos Ameghino”, Río Negro, Argentina.

MPCA 527 *Dinilysia patagonica*

MPCA 390-398 *Najash rionegrina* (holotipo)

MPCA 385 *Najash rionegrina*

**PVPH-** Museo Carmen Funes, Plaza Huincul, Neuquén, Argentina.

PVPH 517 *Dinilysia* sp.

**UNC-** Universidad Nacional del Comahue, Neuquén, Argentina.

UNC 1 *Dinilysia* sp.

**MUCPv-** Colección de Paleontología de Vertebrados, Universidad Nacional del Comahue, Centro Paleontológico Lago Barreales, Neuquén, Argentina.

MUCPv 39 *Dinilysia patagonica* 8 vértebras troncales medio-posteriores articuladas

MUCPv 40 *Dinilysia patagonica* 15 vértebras troncales medias articuladas en dos bloques

MUCPv 98 *Dinilysia patagonica* 8 vértebras troncales medias articuladas

MUCPv 99 *Dinilysia patagonica* 3 vértebras troncales medias articuladas

MUCPv 100 *Dinilysia patagonica* 3 vértebras troncales articuladas

MUCPv 101 *Dinilysia patagonica* 4 vértebras troncales articuladas

MUCPv 102 *Dinilysia patagonica* 3 vértebras troncales medias articuladas

MUCPv 104 *Dinilysia patagonica* 2 vértebras troncales medias articuladas

MUCPv 105 *Dinilysia patagonica* 3 vértebras troncales articuladas

MUCPv 106 *Dinilysia patagonica* 3 vértebras troncales medio-posteriores articuladas

MUCPv 107 *Dinilysia patagonica* 2 vértebras troncales articuladas

MUCPv 109 *Dinilysia patagonica* 2 vértebras troncales medias articuladas

MUCPv 110 *Dinilysia patagonica* 2 vértebras troncales posteriores articuladas

MUCPv 111 *Dinilysia patagonica* 2 vértebras troncales articuladas

MUCPv 112 *Dinilysia patagonica* 2 vértebras troncales posteriores articuladas

MUCPv 113 *Dinilysia patagonica* 1 vértebra troncal

MUCPv 114 *Dinilysia patagonica* 2 vértebras troncales posteriores articuladas

MUCPv 115 *Dinilysia patagonica* 2 vértebras troncales posteriores articuladas

MUCPv 116 *Dinilysia patagonica* 2 vértebras troncales articuladas

MUCPv 121 *Dinilysia patagonica* 3 vértebras troncales posteriores articuladas

MUCPv 122 *Dinilysia patagonica* 2 vértebras troncales posteriores articuladas

MUCPv 144 Ophidia indet. 12 vértebras articuladas en dos bloques

MUCPv 252 *Dinilysia patagonica* 4 vértebras troncales medias articuladas

MUCPv 904 *Dinilysia patagonica* 13 vértebras troncales medias articuladas

MUCPv 905 *Dinilysia patagonica* 13 vértebras troncales medias articuladas

MUCPv 906 *Dinilysia patagonica* 14 vértebras troncales medias articuladas en dos bloques

MUCPv 907 *Dinilysia patagonica* 4 vértebras troncales medias articuladas

MUCPv 908 *Dinilysia patagonica* 2 vértebras troncales posteriores articuladas

MUCPv 909 *Dinilysia patagonica* 2 vértebras articuladas

MUCPv 910 *Dinilysia patagonica* 4 vértebras articuladas

MUCPv 911 *Dinilysia patagonica* 1 vértebra

MUCPv 912 *Dinilysia patagonica* 1 vértebra  
MUCPv 913 *Dinilysia patagonica* 1 vértebra incompleta  
MUCPv 914 *Dinilysia patagonica* 3 vértebras articuladas  
MUCPv 915 Ophidia indet. (*Dinilysia*?) 17 vértebras articuladas en 7 bloques  
MUCPv 917 Ophidia indet. Dos vértebras articuladas

Además de los materiales antes citados pertenecientes a colecciones de museos, se han empleado numerosos especímenes esqueletizados de la colección privada del tesista:

IGUANIA: *Iguana iguana*, *Japalura* sp., *Basiliscus* sp., *Tropidurus spinulosus*, *Liolaemus wiegmani*, *L. multimaculatus*, *Phymaturus flagelifer*, *Diplolaemus* sp.  
SCLEROGLOSSA – Teidae: *Tupinambis merianae*, *Cercosaura schreibersii*, *Tarentola mauritanica*, *Amphisbaena heterozonata*, *Anops kingi*, *Leposternon microcephalum*, OPHIDIA: *Typhlops brongersmianus*, *Leptotyphlops munoai*, *Leptotyphlops unguistrostris*, *Leptotyphlops australis*, *Liotyphlops beui*, *Python sebae*, *P. regius*, *P. reticulatus*, *Morelia spilota*, *Corallus caninus*, *Epicrates cenchria*, *Eunectes notaeus*, *Atractus reticulatus*, *Phalotris bilineatus*, *Apostolepis dimidiata*, *Elaphe obsoleta*, *Boiruna maculata*, *Hydrodinastes gigas*, *Micrurus pyrrhocrius*, *Bothrops alternatus*, *B. ammodytoides*, *Crotalus durissus*.

## 2.2 Información molecular

La totalidad de las secuencias génicas utilizadas en esta tesis fueron extraídas del GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/Genbank/>). A continuación se detalla la lista de taxa utilizados junto a su código de acceso.

Los taxa *Uropeltis melanogaster* y *Exiliboa placata* poseen el mismo código de acceso en 12s y 16s, ya que dichas secuencias se encuentran en el mismo archivo. Se utilizó a *Atractaspis bibroni* en vez de *A. irregularis* (utilizado en la codificación de la matriz de morfología), ya que la primera especie posee la mayor cantidad de secuencias génicas disponibles en el GenBank.

	<b>cytb</b>	<b>12s</b>	<b>16s</b>	<b>NADH4</b>
<i>Acrochordus granulatus</i>	AF217841	AF544738	AF544786	U49296
<i>Agkistrodon contortrix</i>	EU483406	AF259224	AF259117	U96034
<i>Amphisbaena alba</i>	X	EU203644	FJ441704	X
<i>Anilius scytale</i>	U69738	AF544753	AF544826	FJ755180
<i>Anomochilus leonardi</i>	X	AY953430	AY953431	X
<i>Atractaspis bibronii</i>	AY612023	FJ404131	AY611840	FJ404333
<i>Azemiops feae</i>	AY425812	AY352774	AY352713	AY352808
<i>Bitis arietans</i>	AY223558	AF057185	AF057232	EU852304
<i>Boa constrictor</i>	AB177354	Z46470	Z46495	NC_007398
<i>Bothrops alternatus</i>	AF292579	AY223660	AY223673	AF292617
<i>Bungarus fasciatus</i>	AJ749350	EU547135	EU547184	U49297
<i>Cacophis squamulosus</i>	EU547052	EU547101	EU547150	EU547007
<i>Casarea dussumieri</i>	U69755	AF544754	AF544827	X
<i>Crotalus durissus</i>	AF292570	AF259248	AF259140	AY704860
<i>Cylindrophis ruffus</i>	AB179619	AF544744	AF544817	EF056500
<i>Dendroaspis polylepis</i>	FJ404295	X	X	AY058974
<i>Diadophis punctatus</i>	EU193948	AY577015	AY577024	EU194193
<i>Dibamus novaeguineae</i>	X	X	X	X
<i>Eryx miliaris</i>	U69825	AF544746	AF544818	AF302942
<i>Exiliboa placata</i>	AY099989	AF512742	AF512742	X
<i>Lampropeltis getula</i>	AF337093	AY122821	X	AF138759
<i>Lanthanotus borneensis</i>	X	AF407541	AF407541	X
<i>Leptodeira annulata</i>	EF078516	AF158404	AF158473	FJ416787
<i>Leptotyphlops humilis</i>	AY099991	AB079597	AB079597	NC_005961
<i>Lichanura trivirgata</i>	AY099988	AF544749	AF544821	AF302944
<i>Liotyphlops albirostris</i>	AF544672	Z46461	Z46487	X
<i>Loxocemus bicolor</i>	U69845	Z46456	Z46486	X
<i>Lycophidion capense</i>	AY612075	FJ404178	AY611893	FJ404376
<i>Macrelaps microlepidotus</i>	AY611993	FJ404137	AY611810	FJ404340
<i>Mehelya capensis</i>	X	AF544769	AF544798	AF544665
<i>Micrurus fulvius</i>	AF217839	U96805	X	AY058980
<i>Naja nivea</i>	AF217827	EU624238	EU624272	AY058983
<i>Natrix natrix</i>	AF471059	AY122682	AF158530	AY487796
<i>Nerodia rhombifer</i>	AF402915	AF402632	Z46481	X
<i>Parias sumatranus</i>	AY371830	AY371762	AY371792	AY371864

<i>Philodryas baroni</i>	AF236812	AF158469	AF158534	X
<i>Python molurus</i>	FJ717484	AF236682	EF545065	X
<i>Trachyboa boulengeri</i>	X	AF512730	AF512730	X
<i>Tropidophis haetianus</i>	U69869	FJ755181	FJ755181	NC_012573
<i>Typhlops jamaicensis</i>	X	AF366695	AF366764	X
<i>Ungaliophis continentali</i>	U69870	AF544760	AF544833	X
<i>Uropeltis melanogaster</i>	X	AF512739	AF512739	X
<i>Xenodermus javanicus</i>	AY425810	AF544781	AF544810	U49320
<i>Xenopeltis unicolor</i>	AB179620	AF544752	AF544825	AB179620

	<b>BDNF</b>	<b>NTF-3</b>	<b>PNN</b>	<b>cmos</b>	<b>NGFB</b>
<i>Acrochordus granulatus</i>	EU402621	EU390905	EU390949	AF471124	EU437984
<i>Agkistrodon contortrix</i>	EU402623	X	EU390951	X	EU437986
<i>Amphisbaena alba</i>	FJ441884	X	X	AY444016	X
<i>Anilius scytale</i>	EU402625	AY988055	EU390953	AY099965	EU437988
<i>Anomochilus leonardi</i>	X	X	X	X	X
<i>Atractaspis bibronii</i>	X	X	X	FJ404236	X
<i>Azemiops feae</i>	EU402628	EU390909	EU390956	AF544695	EU437992
<i>Bitis arietans</i>	X	X	X	X	X
<i>Boa constrictor</i>	EU402629	AY988047	EU390957	AF471115	EU437993
<i>Bothrops alternatus</i>	X	X	X	X	X
<i>Bungarus fasciatus</i>	X	X	X	EU366447	X
<i>Cacophis squamulosus</i>	X	X	X	EU366451	X
<i>Casarea dussumieri</i>	EU402632	EU390912	X	AF471114	EU437996
<i>Crotalus durissus</i>	X	X	X	X	X
<i>Cylindrophis ruffus</i>	EU402635	EU390915	EU390962	AF471133	EU437999
<i>Dendroaspis polylepis</i>	X	X	X	FJ387197	X
<i>Diadophis punctatus</i>	EU402637	EU390917	EU390964	AF471122	EU438001
<i>Dibamus novaeguineae</i>	X	X	X	AY487349	X
<i>Eryx miliaris</i>	X	X	X	AF544683	X
<i>Exiliboa placata</i>	EU402640	EU390920	EU390967	AY099973	EU438004
<i>Lampropeltis getula</i>	EU402645	EU390925	EU390972	X	EU438009
<i>Lanthanotus borneensis</i>	X	X	X	AY662564	X
<i>Leptodeira annulata</i>	X	X	X	AF544690	X
<i>Leptotyphlops humilis</i>	EU402648	EU390928	EU390974	AY099979	EU438012
<i>Lichanura trivirgata</i>	EU402649	X	EU390975	AF544687	EU438013
<i>Liotyphlops albirostris</i>	EU402650	X	X	AF544727	EU438014
<i>Loxocemus bicolor</i>	EU402651	DQ465572	EU390976	AY444035	EU438015
<i>Lycophidion capense</i>	EU402652	X	EU390977	FJ404279	EU438016
<i>Macrelaps microlepidotus</i>	X	X	X	FJ404242	X
<i>Mehelya capensis</i>	X	X	X	AF544703	X
<i>Micrurus fulvius</i>	EU402653	EU390929	EU390978	AY058935	EU438017
<i>Naja nivea</i>	X	X	X	AY058939	X
<i>Natrix natrix</i>	EU402655	EU390931	EU390980	AF471121	EU438019
<i>Nerodia rhombifer</i>	X	X	X	X	X
<i>Parias sumatranus</i>	X	X	X	X	X



## **2.3 Técnicas de preparación de los especímenes utilizados**

- ***Materiales actuales***

Gran parte de los materiales pertenecientes a especies actuales eran especímenes preservados en etanol o formaldehído, por lo que se procedió a la preparación de los mismos bajo técnicas de esqueletización (Scanferla, [en prensa], y bibliografía allí citada).

- ***Materiales fósiles***

Los materiales fósiles han sido preparados mecánicamente por medio de la utilización de martillos neumáticos (modelos Aro y Chicago Pneumatic). Luego se procedió a la utilización de agujas y puntas de carburo de silicio para realizar la preparación fina bajo lupa binocular. Luego los ejemplares fueron reforzados con polímeros (principalmente Paraloid B-72) diluidos en Acetona o Etanol, dependiendo del grado de absorción del material.

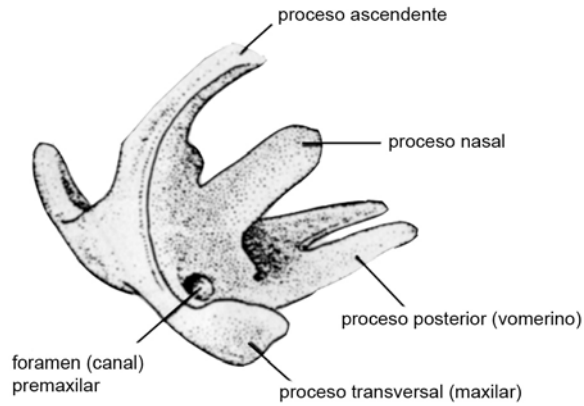
## **2.4 Nomenclatura y definiciones**

- ***Nomenclatura anatómica***

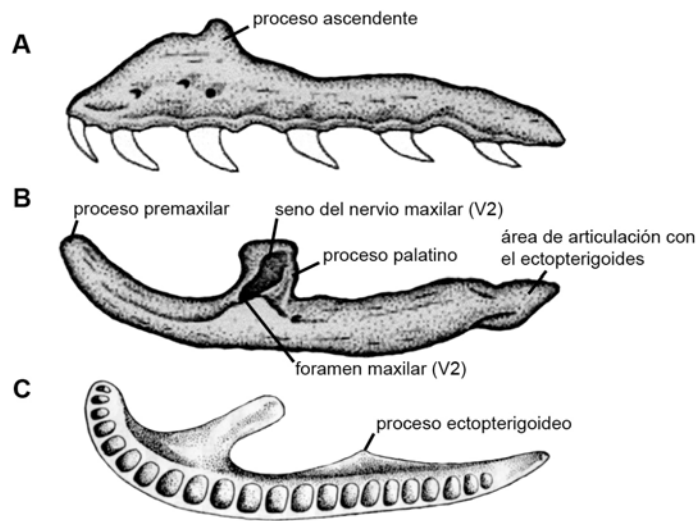
Un problema con respecto a la determinación de homologías primarias es la utilización de distintas denominaciones para estructuras homólogas. Por ello, he tratado de condensar las distintas denominaciones anatómicas que utilizo en esta tesis. Las fuentes principales de denominaciones anatómicas provienen principalmente de los trabajos de Hoffstetter (1939), Auffenberg (1963), Hoffstetter y Gasc (1969), Frazzetta (1966), Kluge (1991), y Rieppel (1977, 1979b, 1980a).

## **Cráneo**

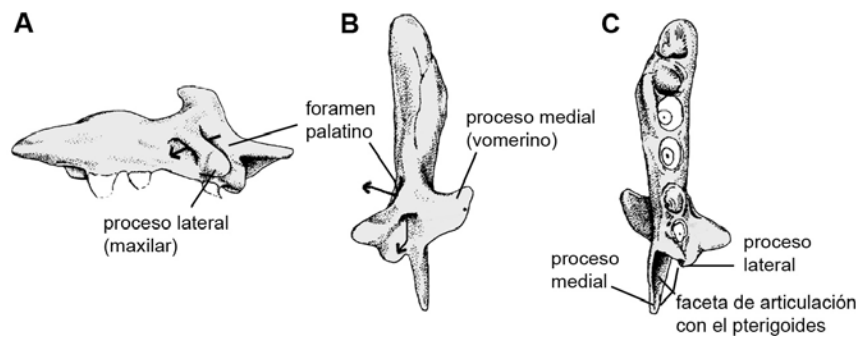




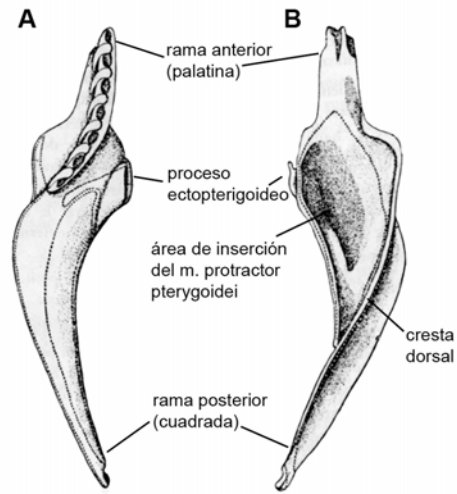
Premaxilar de *Clelia bicolor* (Colubridae)



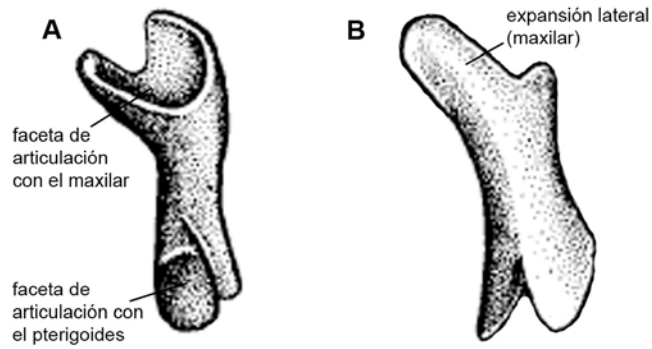
Maxilar. A, B, maxilar izquierdo de *Cyliodophis ruffus* (Anilioidea); C, maxilar derecho de *Acrochordus javanicus* (Caenophidia)



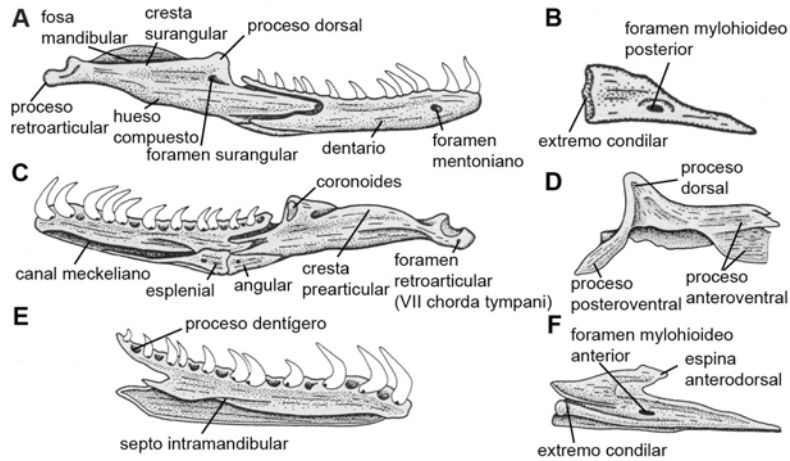
Palatino izquierdo de †*Montipythonoides riversleighensis* (Boidae). A, vista lateral; B, vista dorsal; C, vista ventral.



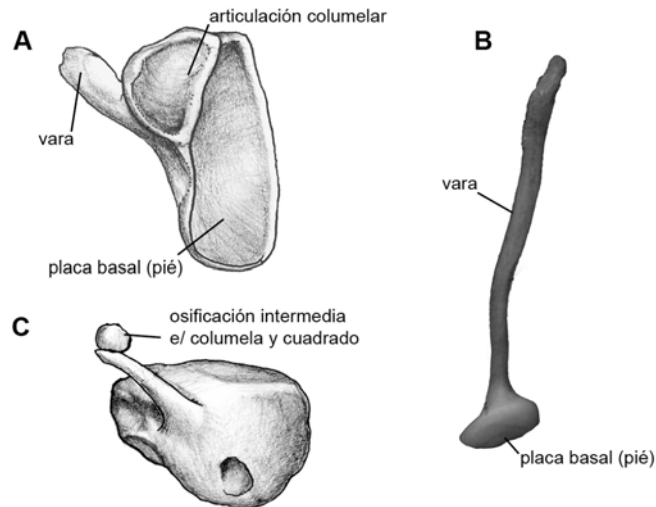
Pterigoides izquierdo de *Eunectes murinus* (Boidae). A, vista ventral; B, vista dorsal.



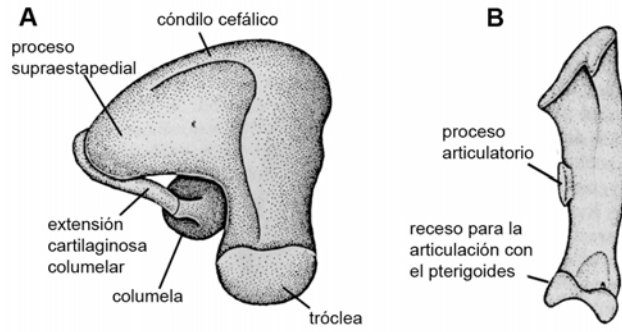
Ectopterigoides derecho de *Cylindrophis ruffus* (Anilioidea). A, vista ventral; B, vista dorsal.



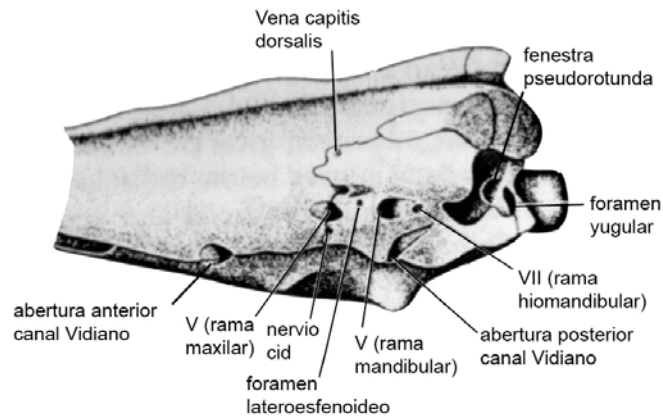
Mandíbula. **A**, *Lichanura trivirgata* (vista lateral); **B**, angular (vista lateral); **C**, vista medial; **D**, coronoides de *Varanus* sp. (vista medial); **E**, esplenial de *Boa constrictor* (vista medial); **F**, dentario de *Lichanura trivirgata* (vista medial).



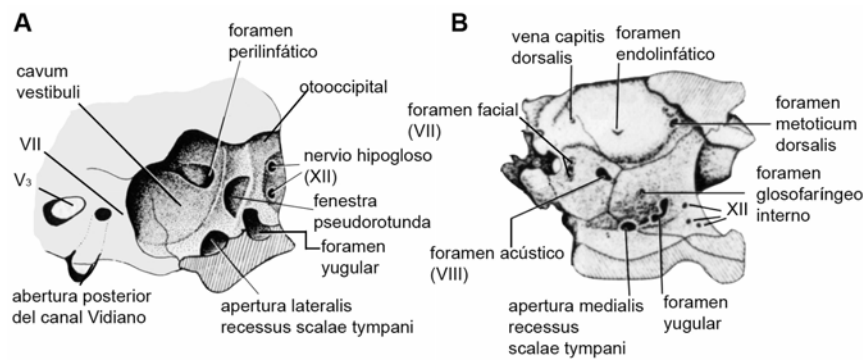
Columela. **A**, *Anilius scytale* (vista posteroventral); **B**, *Eunectes notaeus* (vista ventral); **C**, †*Dinilysia patagonica* (vista lateral).



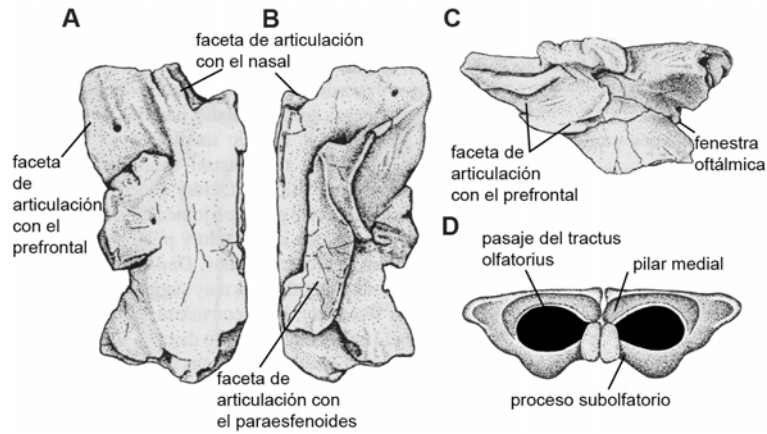
Cuadrado. **A**, *Cyliodrophis ruffus* (vista lateral); **B**, *Elaphe longissima* (vista medial).



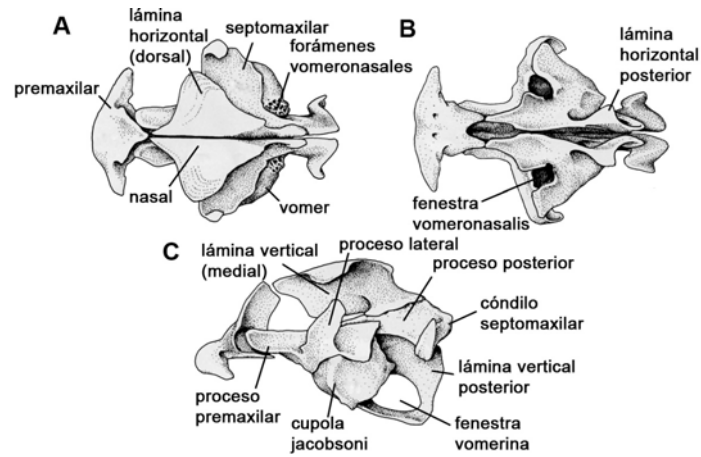
Vista lateral del neurocráneo de *Cyliodrophis ruffus*



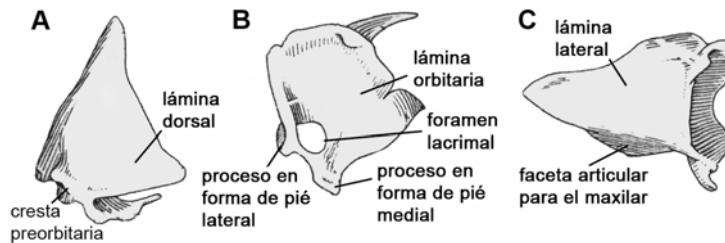
Forámenes neurocraneanos. **A**, *Anilius scytale* (vista lateral); **B**, *Cyliodrophis ruffus* (vista endocraneana).



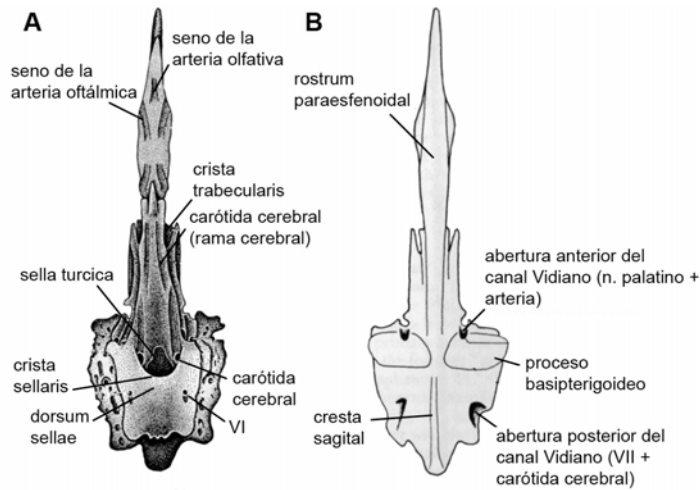
Frontal. **A**, †*Wonambi naracoortensis* (vista dorsal); **B**, vista ventral; **C**, vista lateral; **D**, *Exiliboa placata* (vista anterior).



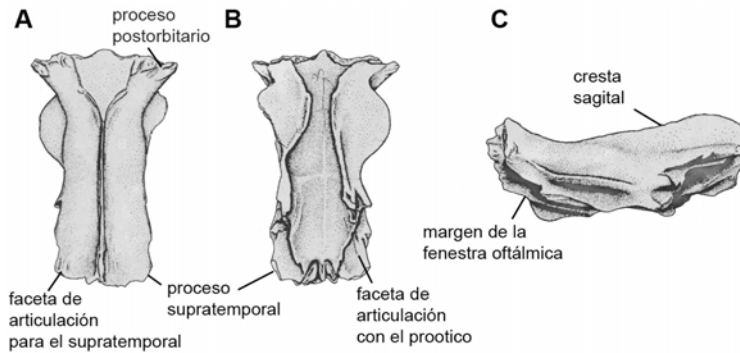
Nasal-Vomer-Septomaxilar. **A**, *Thamnophis sirtalis* (vista dorsal); **B**, vista ventral; **C**, vista lateral.



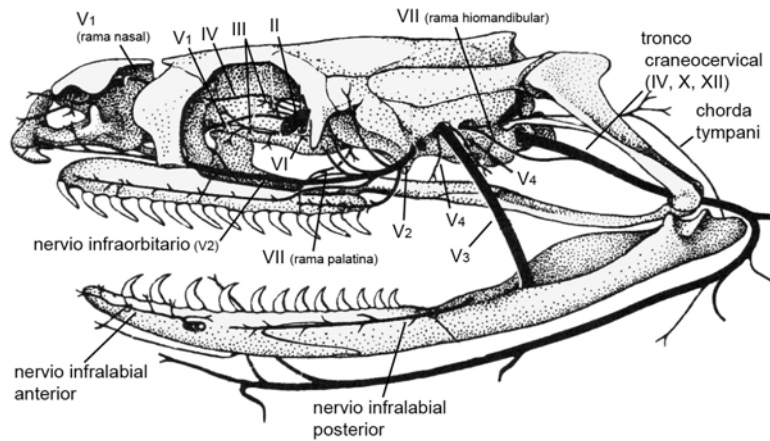
Prefrontal. **A**, *Python sebae* (vista dorsal); **B**, vista posterior; **C**, vista lateral.



Parasabiesfenoides. *Python molurus* **A**, (vista dorsal); **B**, vista ventral.

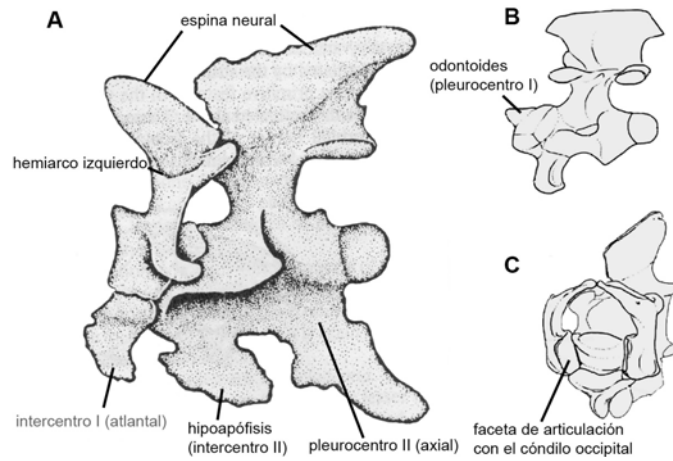


Parietal. **A**, †*Wonambi naracoortensis* (vista dorsal); **B**, vista ventral; **C**, vista lateral; **D**, vista posterior; **E**, vista anterior.

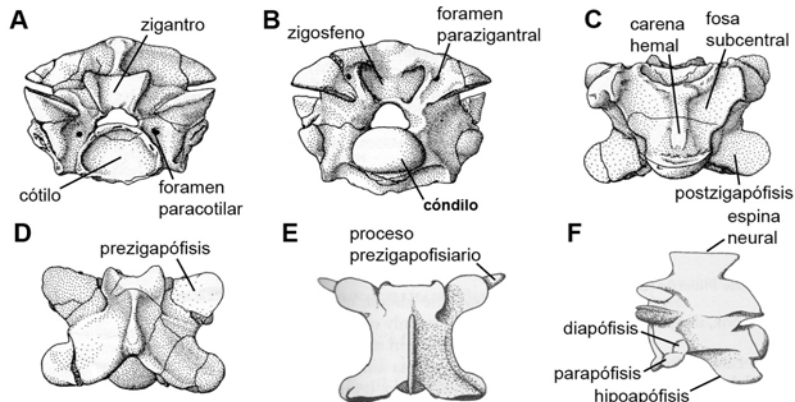


Principales nervios craneanos del colubrido *Elaphe*

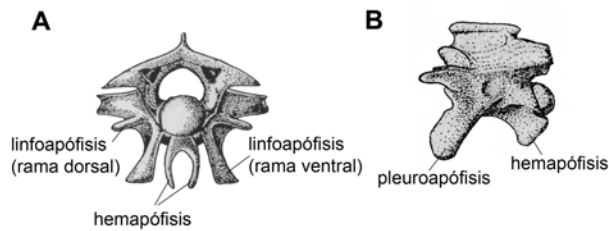
## Postcráneo



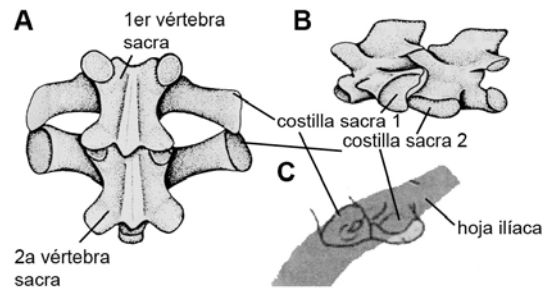
Complejo atlas-axis. **A**, *Diploglossus lessonae* (vista lateral); **B**, *Shinisaurus crocodilurus* (vista lateral).



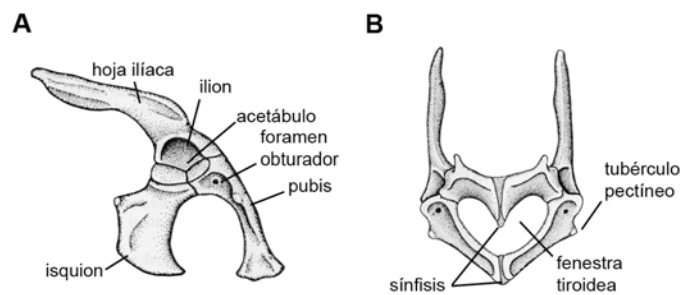
Vértebras troncales. **A**, †*Madtsoia laurasiae* (vista anterior); **B**, vista posterior; **C**, vista ventral; **D**, vista dorsal; **E**, *Nerodia sipedon* (vista dorsal); **F**, vista lateral.



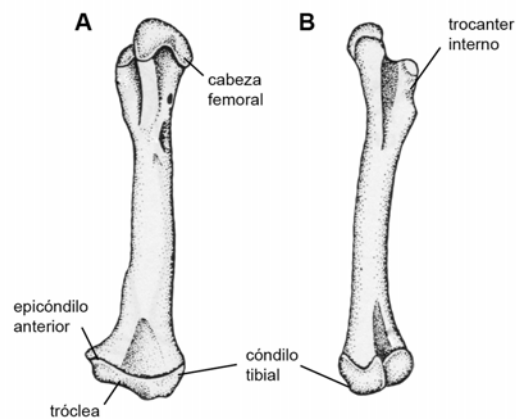
Vértebras cloacales y postcloacales. **A**, *Atheris squamigera* (vista posterior); **B**,  
†*Coluber robertmertensi* (vista lateral).



Sacro. **A**, *Lanthanotus borneensis* (vista dorsal); **B**, vista lateral; **C**,  
*Shinisaurus crocodilurus* (vista lateral, ilion transparentado).



Pelvis de *Lanthanotus borneensis*. **A**, vista lateral; **B**, vista ventral



Fémur izquierdo de *Lanthanotus borneensis*. **A**, vista dorsal; **B**, vista anterior.

- **Definición de términos clave**



**Escamados serpentiformes:** son aquellos representantes del clado Squamata que se encuentran por fuera de Serpentes, y que poseen un plan corporal similar a las serpientes (e.g. cuerpos elongados, sin miembros).

**Escamados fosoriales:** usualmente en la literatura aparecen términos duales como saurio fosorial, excavador, no explicitándose cual es la condición precisa con respecto al hábito de vida y al correlato anatómico que permita definirlo. En esta tesis se utilizará el término “fosorial” para aquellos saurios y serpientes que viven en los sistemas de túneles por ellos contruidos, los cuales habitan cubriendo sus necesidades vitales bajo tierra (Gans, 1969,1974), siendo esta definición más concreta en comparación a otras publicadas (e.g. Wiens y Slingluff, 2001: 309). Estos escamados de hábitos fosoriales poseen un pequeño tamaño (no más de 80-100 cm), exhibiendo cuerpos elongado y frecuente con una reducción/ausencia de los miembros locomotores, como así también un escaso o nulo desarrollo de las espinas neurales (Johnson, 1955). En estos escamados fosoriales, el órgano locomotor más importante es la cabeza, por lo que poseen adaptaciones craneanas principalmente en la región rostral para disminuir el stress mecánico durante la excavación, las cuales consisten en un aumento del grado de osificación y de contacto entre sí de los elementos rostrales del cráneo.

**Escamados semifosoriales:** dentro de esta categoría se encuentran los saurios y serpientes que realizan excavaciones mínimas en sustratos no consolidados, tanto para alimentarse como para refugiarse, aunque no construyen sistemas de túneles como los escamados fosoriales. Los escamados semifosoriales pueden poseer o no adaptaciones en la región craneana para la excavación (Frazzetta, 1999), y usualmente presentan un mayor tamaño corporal que los escamados fosoriales.

**Escamados de superficie:** son aquellos que no realizan ningún tipo de

excavación en el sustrato, habitando ambientes superficiales (terrestres, acuáticos, subaéreos).

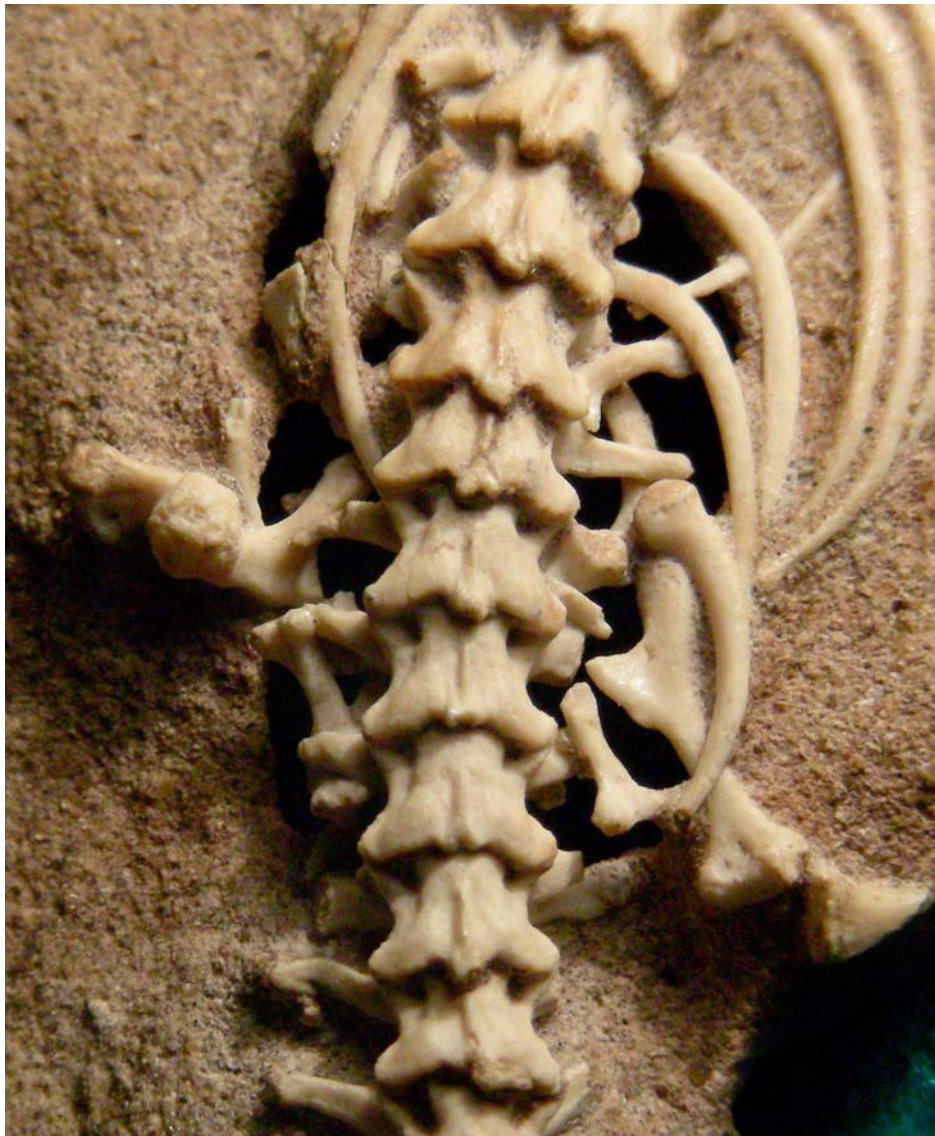
**Innovación clave:** cualquier aspecto fenotípico (anatómico-fisiológico) que promueva la diversificación de un grupo dado (Hunter, 2007).

**Kinesis craneana:** cualquier movilidad que se produzca entre los elementos constituyentes del cráneo, excluyendo a los movimientos mandibulares e hiobranquiales (Schwenk, 2000).

**Neurocráneo:** región del cráneo que rodea al encéfalo, conformado por elementos de origen endocondral (basicráneo, proótico, supraoccipital) como así también por elementos de origen membranoso (frontal, parietal).

**Región rostral:** parte anterior del cráneo, la cual contiene a la cápsula olfatoria y las narinas externas. Se encuentra conformada por el nasal dorsalmente, vomer y septomaxilar ventralmente y premaxilar anteriormente.

**Capítulo 3** - Descripción y comparaciones de los materiales correspondientes a *Najash rionegrina* Apestegui y Zaher, 2006



La aparición de ejemplares articulados en el registro fósil de Squamata resulta un evento sumamente extraño. Al desconocer la anatomía de los grupos fósiles, carecemos de la información que nos permita conocer de manera fehaciente las transformaciones anatómicas que sufrieron los distintos linajes de reptiles escamados durante su evolución. En el caso particular de las serpientes, la elongación corporal, los cambios en los elementos de la cavidad oral y la pérdida de miembros conforman las transformaciones osteológicas más importantes que sufrieron en su evolución. Hasta el momento, estas transformaciones han podido estudiarse en base a un reducido número de especies fósiles (Caldwell y Lee, 1997; Tchernov et al., 2000; Rage y Escuillie, 2000; Scanlon y Lee, 2000), las cuales en su gran mayoría se encuentran conservadas en dos dimensiones (e.g. *Pachyrhachis problematicus*), dificultando la observación de importantes rasgos.

En el año 2006, Apesteguía y Zaher dieron a conocer un nuevo Squamata serpentiforme procedente del Cretácico Superior de Patagonia, *Najash rionegrina*. Gracias a las particulares condiciones tafonómicas de la localidad fosilífera donde se halló este nuevo reptil, se obtuvieron numerosos ejemplares con una muy buena preservación. De esta manera, por su estado de preservación excepcional, el descubrimiento de *Najash rionegrina* representa una oportunidad única para conocer uno de los capítulos más importantes en la historia evolutiva de las serpientes. Por ello, este capítulo se centrará en la redesccripción pormenorizada de los ejemplares hallados hasta el momento de la especie *Najash rionegrina*, los cuales han sido escuetamente descriptos por Apesteguía y Zaher (2006).

### **3.1 Geología, edad de los niveles portadores y status curatorial del material estudiado de *Najash rionegrina***

#### ***Geología y edad de los niveles portadores***

Los ejemplares atribuidos a *Najash rionegrina* han sido exhumados en rocas de la Formación Candeleros, aflorantes en la localidad fosilífera de "La

Buitrera". Este yacimiento se encuentra localizado al NO de Cerro Policía (S 39° 37' 32''-W 68° 41' 23''), provincia de Río Negro (Fig. 5). En dicha localidad afloran sedimentos correspondientes principalmente a las Formaciones Candeleros (Cenomaniano) y Huincul (Turoniano), siendo particularmente ricos los afloramientos correspondientes a la primera Formación. Una de las características más destacables de este yacimiento es la conservación de tetrapodos de pequeño y mediano tamaño, los cuales suelen hallarse articulados. Hasta la fecha han sido extraídos numerosos restos muy completos de Crocodyliformes notosuquios (Pol y Apesteguía, 2005), dinosaurios terópodos (Makovicky et al., 2005), y lepidosaurios esfenodontes (Apesteguía y Novas, 2003). Lamentablemente, no existen dataciones radimétricas de la Formación Candeleros, siendo asignada una edad Cenomaniana para esta formación a través de estudios bioestratigráficos (ver Leanza, 1999; Leanza et al., 2004). De hecho, sólo existe una datación radimétrica en todo el Grupo Neuquén, efectuada



**Figura 5. Localización geográfica del yacimiento “La buitrrera”, provincia de Río Negro, Argentina.**

en base al análisis de tobas de la sección inferior de la Formación Huincul y que arrojará una edad entre 84.1 y 92.9 millones de años (Corbella et al., 2005), concordando con la edad postulada para la Formación Candeleros.

### ***Status curatorial del material estudiado***

El material holotipo de la especie *Najash rionegrina* (MPCA 390-398 y MPCA 400) fue hallado en el año 2000 en la localidad de “La Buitrrera”. Lamentablemente, éste no recibió un tratamiento técnico adecuado durante su extracción, lo que ha generado la rotura del ejemplar en varios bloques, perdiendo de este modo parte de su información anatómica. Además, existen algunas confusiones con respecto a la numeración del material, por lo que se procederá a clarificar ciertos puntos referidos al material en cuestión a fin de establecer la naturaleza de los ejemplares existentes de este relevante taxón fósil.

El ejemplar holotipo de *Najash rionegrina* posee los números de colección MPCA 390-398 y MPCA 400. Debido a que los distintos fragmentos en los cuales fue extraído el ejemplar holotipo representan un único individuo que se encontraba articulado previamente a su extracción (Sebastián Apesteguía, com. pers.; Pablo Gallina com. pers.; obs. pers.), resulta obvio que dicha numeración es inapropiada. Por este motivo sería conveniente la renumeración del ejemplar holotipo bajo un solo número, el cual deberá contener todos los bloques que poseen los números MPCA 390-398 y MPCA 400. Hasta que se realice el renumerado, el ejemplar holotipo queda restringido a los siguientes elementos: fragmento de dentario izquierdo articulado al fragmento anterior del esplenial (MPCA 390); axis más 5 vértebras troncales anteriores articuladas y contenidas en un bloque de matriz (MPCA 391); 47 vértebras troncales medio-posteriores contenidas en un bloque de matriz (MPCA 392); 3 bloques de matriz conteniendo 6, 7, y 9 vértebras troncales medio-posteriores (MPCA 393); dos bloques conteniendo costillas asociadas (MPCA 394); bloque conteniendo 6 vértebras

troncales medio-posteriores (MPCA 395); dos vértebras caudales articuladas (MPCA 396); 8 bloques conteniendo un total de 18 vértebras troncales medio-posteriores (MPCA 397); 5 fragmentos indeterminados (MPCA 398); varios fragmentos de vértebras troncales (MPCA 399); bloque conteniendo 8 vértebras troncales posteriores, dos vértebras sacras, 9 vértebras caudales, pelvis incompleta, fémur izquierdo, fémur derecho, fíbula derecha y extremo proximal de tibia derecha (MPCA 400).

Los materiales referidos a la especie *Najash rionegrina* se encuentran representados por: la parte media y posterior de un neurocráneo, el cual consta de la mayor parte del basiparaesfenoides, parietal, proóticos derecho e izquierdo, otooccipital derecho, columela derecha incompleta, supraoccipital, y un fragmento de la rama cuadrada del pterigoides izquierdo (MPCA 385); fragmento anterior de dentario, un axis sin el arco neural y varias vértebras troncales y caudales incompletas (MPCA 380-383); cuadrado derecho incompleto asociado con numerosos fragmentos de vértebras troncales (MPCA 387).

### 3.2 Descripción anatómica y comparaciones

#### **Cráneo**

Hasta el momento, los restos craneanos asignados a *Najash rionegrina* son un neurocráneo incompleto de un individuo juvenil, un cuadrado y dos dentarios incompletos, los cuales se describen a continuación.

- *Parietal*

Este hueso se encuentra rodado y quebrado anteriormente, habiendo perdido la región de la sutura con el frontal y los recesos de articulación con el postorbitario-postfrontal. Posteriormente, el parietal se articula con el supraoccipital mediante una amplia sutura en forma de V (Fig. 6A), cuyo vértice apunta hacia delante. En vista dorsal, el parietal es estrecho anteriormente y amplio posteriormente, al igual que *Dinilysia* y *Anilioideos*. Esto se debe a un importante desarrollo de las cápsulas óticas y al notable tamaño de los procesos paraoccipitales del otooccipital. Dorsalmente y anteriormente, el parietal forma

una tabla triangular poco definida por las crestas lateromedial y anteroposterior, las cuales habrían servido para la inserción de la musculatura adductora (probablemente para el m. *adductor externi*). Ambas crestas convergen posteriormente para formar la cresta sagital que se extiende hacia atrás hasta unirse con el vértice del supraoccipital. La cresta sagital se encuentra rota en el sector más posterior. Los procesos descendentes laterales del parietal están algo deteriorados y desplazados debido a la compresión que sufrió el ejemplar. Las relaciones del foramen óptico no pueden ser conocidas debido a que este sector también se encuentra deteriorado. Sin embargo, las partes conservadas permiten observar un neto contacto con los márgenes laterales del basiparaesfenoides mediante una fuerte sutura (Fig. 6B-C). Posteriormente, el sector lateral del parietal contacta al prootico en un amplio contacto mediante una sutura en forma de L. En su esquina posterior dorsolateral, el parietal cubre al prootico. En ese nivel, el parietal y el prootico forman un amplio receso para la articulación del sector más anterior del supratemporal, el cual se encuentra ausente. Mientras en *Najash* el receso para la articulación del supratemporal está formado únicamente por el parietal en el sector más anterior mediante una profunda muesca, en *Dinilysia* la parte más anterior del receso se encuentra conformada por el parietal dorsalmente más el prootico ventralmente. Este hueso debe haber estado incorporado a la pared lateral del basicráneo, al igual que en *Dinilysia*, *Cylindrophis*, *Anilius* y *Anomochilus*. Al igual que en estas serpientes antes citadas, el receso está localizado lateralmente al contacto entre el prootico y el supraoccipital, sugiriendo una exposición dorsal del prootico rodeada por el supratemporal, el otooccipital y el supraoccipital.

- *Basiparaesfenoides*

Este hueso se encuentra roto anteriormente, conservándose del nostrum paraesfenoidal sólo su parte más posterior. La superficie ventral del rostrum del paraesfenoides es marcadamente cóncava (Fig. 6B-C), exhibiendo en corte transversal una forma de U. Tanto *Dinilysia* como *Anilius*, *Cylindrophis* y algunos *Caenophidia* fosoriales presentan esta conformación en el



paraesfenoides, sin embargo no llegan al nivel de profundidad alcanzado en *Najash*, siendo éste un carácter autapomórfico de esta serpiente (Apesteguía y Zaher, 2006). Debido a la compresión del único neurocráneo de esta especie, no debe descartarse que dicho carácter sea el resultado de un artefacto conservacional. La porción posterior del rostrum paraesfenoidal contacta los procesos descendentes del parietal mediante una sutura más o menos recta. El

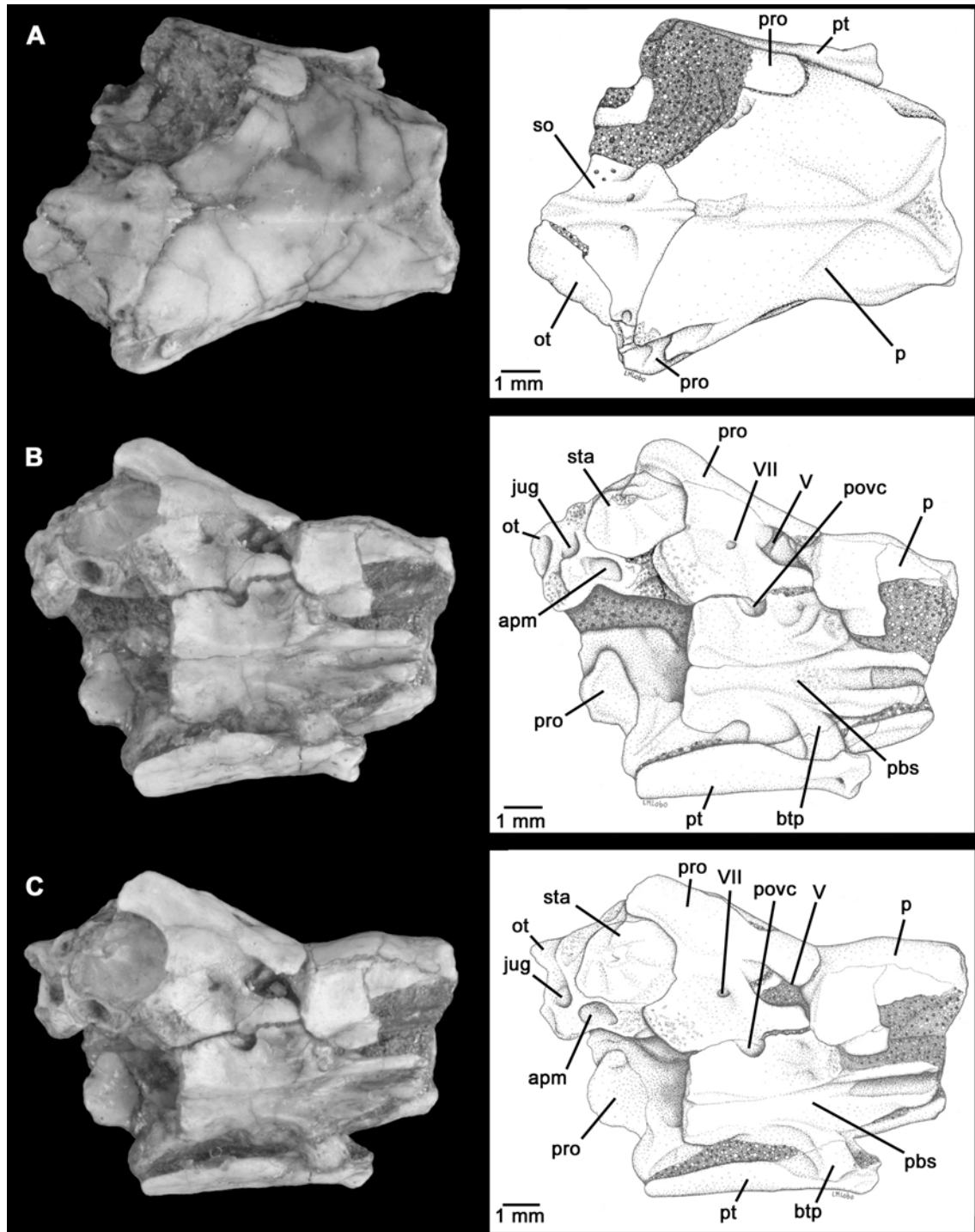


Figura 6. Neurocráneo incompleto asignado a *Najash rionegrina* (MPCA 385). A, vista dorsal; B, vista ventral; C, vista lateroventral. apm, apertura medialis recessus scalae tympani, btp, proceso basipterigoideo, jug, foramen yugular, ot, otooccipital, p, parietal, pbs, basiparaesfenoides, povc, salida posterior del canal Vidiano, pro, prootico, pt, pterigoides, so, supraoccipital, sta, pié columelar, V, foramen para el nervio trigémino, VII, foramen para el nervio facial.

profundo canal conformado por la concavidad en forma de U presente en el

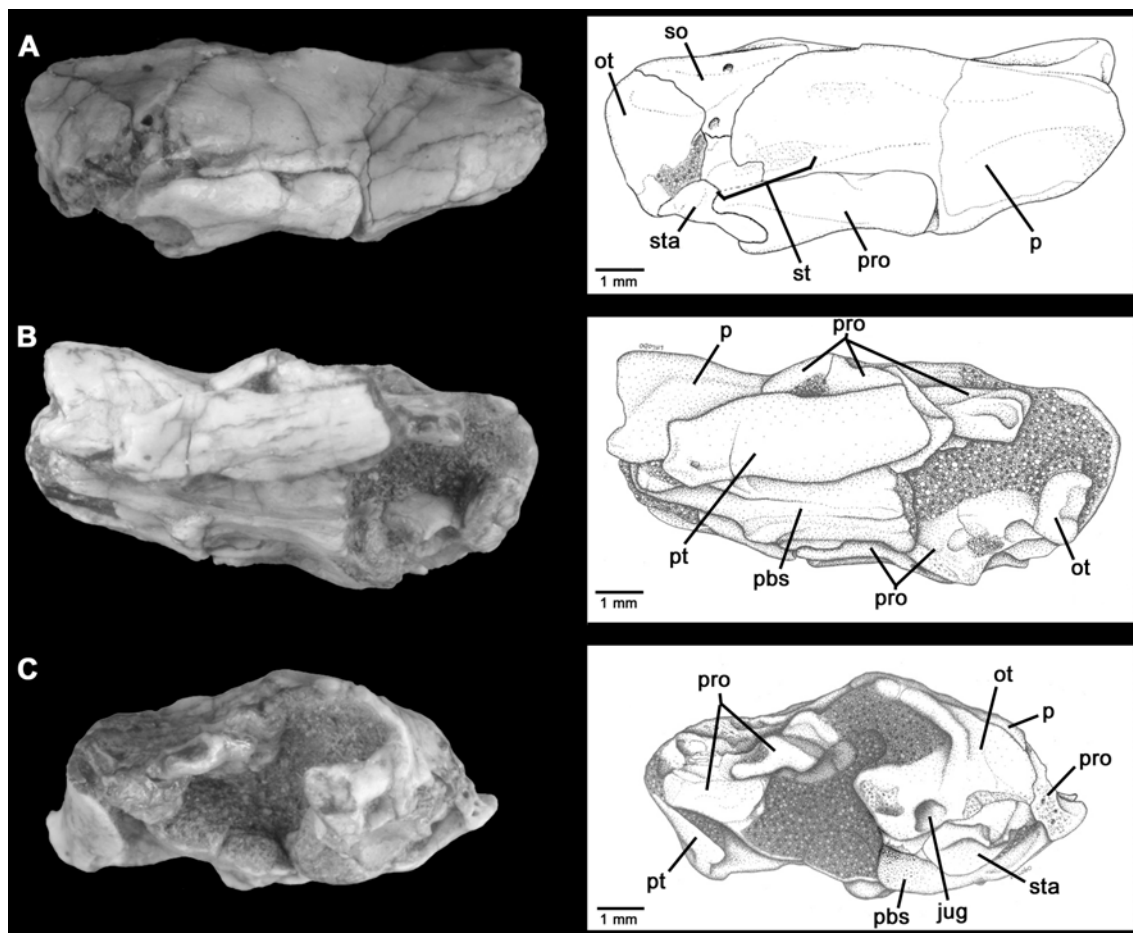
rostrum se aplana hacia la parte posterior del paraesfenoides (lugar donde este hueso se expande para formar la *sella turcica* dorsalmente) y desapareciendo entre la base de los proceso basipterigoideos. Estos procesos son masivos y netamente dirigidos lateroventralmente. Sólo el proceso basipterigoideo izquierdo está completo, articulando con la superficie dorsomedial del pterigoides, alojando a este proceso en una escotadura algo oval y cóncava. El proceso basipterigoideo derecho se encuentra roto en su base, mostrando una fuerte sutura entre parabasiesfenoides y el parietal justo por delante del contacto prootico-parietal (Fig. 6C). En ese nivel, el borde posteromedial del parietal cubre el borde anterolateral del basiparaesfenoides, lateralmente a la base del proceso basipterigoideo. Además de que el proceso basipterigoideo se encuentra muy bien desarrollado y posee la misma forma que en saurios, la parte posterior bien expandida del paraesfenoides de *Najash* es similar a los Anilioideos en poseer una superficie ventral plana, típica de formas actuales fosoriales, y notablemente diferente de la condición presente en *Dinilysia*, la cual exhibe fuertes proyecciones ventrolateralmente orientadas desde las cuales surgen crestas proyectadas lateralmente. Esta condición presente en *Dinilysia* recuerda llamativamente a la presente en saurios. El borde posterior del basiparaesfenoides se articula con el borde anterior del basioccipital, mediante un contacto transversalmente recto que se encuentra al nivel del borde más anterior de la fenestra ovalis, estando esta posición mucho más atrás que en serpientes actuales (Fig. 6B). Excepciones a esta posición son *Dinilysia*, *Haasiophis* y *Anomochilus*, las cuales retienen una posición bien posterior del contacto entre estos dos huesos. Los bordes laterales del basiparaesfenoides se expanden anterolateralmente en un contacto estrecho con los bordes medioventrales de los prooticos. Las alas lateralmente expandidas del basiesfenoides (“lateral wings” de McDowell, 1967b), carácter típico de los Alethinophidia, no se encuentran presentes. La apertura posterior del canal Vidiano se encuentra ventromedialmente con respecto a la sutura basiesfenoides-prootico, al nivel del borde posterior del único foramen trigémico, y se encuentra completamente encerrada por la superficie ventral del basiesfenoides. Las

superficies ventrales del basiesfenoides y del prootico, justo lateralmente al gran foramen trigémino, están deprimidas y forman una superficie de poca profundidad que se extiende a la altura del foramen correspondiente a la rama palatina del nervio facial del prootico.

- *Otooccipital*

Los otooccipitales (fusión de exoccipital y opistotico) forman la parte posterior de la región posterior del basicráneo, contactándose con el supraoccipital y supratemporal dorsalmente, con el prootico anteriormente, y con el basioccipital ventralmente. Además, contribuye a la formación de la crista circumfenestralis mediante el desarrollo de la crista tuberalis e interfenestralis. Los otooccipitales están representados sólo por el otooccipital derecho, el cual se encuentra roto dorsal y ventralmente. El proceso paraoccipital se encuentra roto también. Dorsomedialmente, el otooccipital forma el tectum occipital, el cual posee una pequeña cresta atlantal (Fig. 7C). El borde atlantal alcanza la línea media donde se contactan con la proyección posterior del supraoccipital, sugiriendo que ambos otooccipitales no llegaban a contactarse posteriormente al supraoccipital. Esta situación se encuentra presente en saurios, donde el techo del foramen mágnum está conformado por ambos otooccipitales y el supraoccipital. Las expansiones ventrolaterales de la crista interfenestralis y la crista tuberalis se encuentran rotas, pero el margen posterior del otooccipital se encuentra intacto, mostrando que el receso yuxtaestapedial permanece abierto posteriormente debido al escaso desarrollo del borde posterodorsal de la crista tuberalis (Fig. 7C). Esta condición plesiomórfica se encuentra presente en *Dinilysia*, *Scolecophidia*, *Anilioideos*, *Xenopeltis*, y *Loxocemus*, pero ausente en *Yurlunguur* (Scanlon, 2006), *Wonambi* (Scanlon, 2005) y *Macrostromata* derivados. En vista posterior pude observarse un gran foramen, el cual poseería una posición lateral al cóndilo occipital. Dentro de este gran foramen se encuentran cuatro perforaciones que penetran el otooccipital en dirección interna. Este único foramen se encuentra presente en *Dinilysia* (Estes et al., 1970; Cap. 4.1) y en *Varanus*, en los cuales este foramen reúne a las ramas del nervio

hipogloso (XII), el nervio vago (X) y accesorio (XI). La apertura lateralis recessus scalae tympani no se encuentra conservada, pudiéndose observar la apertura medialis recessus scalae tympani. La mayoría de la crista interfenestralis (la cual separa la apertura lateralis recessus scalae tympani de la fenestra vestibuli) se encuentra rota. Sin embargo, la orientación que presenta la base conservada de esta estructura y las marcas de contacto presentes en la pared posteromedial del prootico justo por debajo del pié columelar, muestran que la crista interfenestralis compuso el borde ventral de la crista circumfenestralis.



**Figura 7.** Neurocráneo incompleto asignado a *Najash rionegrina* (MPCA 385). A, vista lateral derecha; B, vista lateral izquierda; C, vista posterior. jug, foramen yugular, ot, otooccipital, p, parietal, pbs, basiparaesfenoides, pro, prootico, pt, pterigoides, so, supraoccipital, st, faceta de articulación para el supratemporal, sta, pié columelar.

- *Prootico*

Sólo el prootico derecho se encuentra bien preservado. Al igual que en *Scolecophidia*, *Dinilysia*, *Yurlunggur*, y posiblemente *Wonambi* (ver Scanlon,

2005), el lateroesfenoides está ausente en *Najash*, por lo que el prootico exhibe un solo gran foramen trigémino delimitado por un proceso dorsal anterior largo y ancho, y un proceso ventral anterior estrecho y corto. La superficie ventral del proceso dorsal anterior es distintivamente cóncava, delimitando así el margen dorsal del foramen trigémino. El extremo anteroventral de este proceso se encuentra roto. Sin embargo, gracias a la marca de contacto existente en el parietal, es posible aseverar que el proceso dorsal anterior contactaba al parietal mediante una sutura ancha, dorsoventralmente expandida, y que cubría en parte al proceso descendente del parietal (Fig. 6B). Las marcas de sutura en el parietal también evidencian que el extremo anteroventral del proceso anterior ventral contactó el proceso dorsal anterior, cerrando el prootico completamente al foramen trigémino. El foramen para la salida del nervio Facial (VII) se encuentra justo posteroventralmente al borde posterior del foramen trigémino, alojado en un pequeño receso del prootico que se extiende posteroventralmente a la sutura prootico-basioccipital a nivel de la apertura posterior del canal Vidiano. El borde dorsolateral del prootico es netamente cóncavo, conformando el borde anterior de la fenestra ovalis. Aunque presente, la crista circumfenestralis de *Najash* está representada solo por una escasamente definida crista prootica, siendo comparable a la presente en *Dinilysia* (contra Caldwell & Albino, 2002). En ambas serpientes, la crista prootica se proyecta escasamente lateralmente al pié columelar solo en su porción anterodorsal, aunque sin cubrir a la columela como sucede en serpientes actuales. La extensión posterodorsal del prootico que rodea el borde dorsal del receso yuxtaestapedial no se encuentra presente, evitando así conocer la relación del prootico con el otooccipital en esta región del basicráneo. Sin embargo, su borde lateral probablemente también se encontraba proyectado lateralmente al pié columelar, contribuyendo así al desarrollo dorsal de la crista prootica.

- *Supraoccipital*

Este hueso se encuentra ampliamente expuesto en vista dorsal, aunque su región izquierda (i.e. región otooccipital) se encuentra fragmentada. El

supraoccipital presenta forma de rombo, cuyos bordes anterior y posterior están en contacto con el parietal y los otooccipitales respectivamente, mediante una amplia sutura en forma de V. El pobre desarrollo de la cresta sagital del parietal se continúa en el supraoccipital (Fig. 6A). No existen vestigios de crestas lambdoideas, diferenciándose así claramente de la condición presente en *Dinilysia*, cuyo supraoccipital presenta un importante desarrollo de esta cresta transversal a la cresta sagital. La cresta sagital termina posteriormente en una protuberancia que contribuye con la conformación del foramen mágnum. Lateralmente, el supraoccipital gradualmente reduce su tamaño hasta que se encuentra con el borde posterior de la proyección dorsal del prootico y el borde anterolateral del otooccipital.

- *Columela*

Solo se ha conservado el pié columelar derecho, careciendo de la vara columelar que se encuentra rota a nivel de su base. Sin embargo, puede aseverarse que ésta se encontraba dirigida posterodorsalmente, al igual que en *Dinilysia* y aletinofidios basales. De manera similar a estos últimos, el pié columelar posee un tamaño enorme, con una forma elipsoidal (Fig. 6B-C). Este posee algunas concavidades leves en su superficie lateral, al igual que las presentes en *Dinilysia*. En su sector posterior, puede ser reconocida una pequeña concavidad que se encuentra en íntimo contacto con el otooccipital, convirtiéndose en una verdadera articulación entre la columela y el basicráneo. Esta situación se encuentra también presente en *Dinilysia*, *Scolecophidia*, *Anilioideos*, *Xenopeltis*, y *Loxocemus*.

- *Pterigoides*

Sólo parte del pterigoides izquierdo se ha conservado, estando representado por la rama cuadrada del mismo. Esta se encuentra rota en ambos extremos, anteriormente justo por en frente de la articulación con el proceso basipterigoideo, y posteriormente en la región de contacto con el cuadrado (Fig. 7B). Al parecer se encuentra en posición de vida, articulado con el proceso basipterigoideo del

basiparaesfenoides. En sección, la rama cuadrada posee forma de lámina, dorsomedialmente cóncava más que masiva y triangular. Su superficie dorsal casi contacta la pared ventrolateral del basicráneo, careciendo de la muesca longitudinal para la inserción del m. protractor pterygoidei, característico de serpientes aletínofidas. Más anteriormente, el pterigoide se constriñe medialmente para recibir el proceso basipterigoideo en su superficie medial, el cual entra en contacto en una superficie algo oval y netamente cóncava. La presencia de una muesca para la articulación del proceso basipterigoideo es una condición plesiomórfica presente en saurios, *Dinilysia*, *Najash*, y *Yurlunggur* (Scanlon, 2006), y perdida en todas las serpientes actuales.

- *Cuadrado*

Solo el cuadrado derecho del espécimen MPCA 387 se ha preservado. Este se encuentra roto ventralmente (parte de la tróclea) y dorsalmente (parte medial del proceso supraestapedial). Sin embargo, conserva la típica forma de “?” presente en *Dinilysia*, *Anilius*, *Cylindrophis*, y *Yurlunggur*, esto es, un cóndilo cefálico amplio en forma de abanico con un proceso supraestapedial dirigido medialmente, y el cuerpo del cuadrado corto y transversalmente expandido (Fig. 8A). El cóndilo cefálico posee una superficie lateral lisa, mientras que la superficie medial exhibe crestas y rugosidades para la articulación (probablemente sindesmotica) con el supratemporal. El borde dorsal es redondeado lateral y medialmente, y posee una excavación anteroposterior a lo largo de toda su longitud (Fig. 8G). Su superficie anterior es amplia transversalmente, algo cóncava, con su borde lateral posicionado más anteriormente que el borde medial, paralelamente dispuesto.



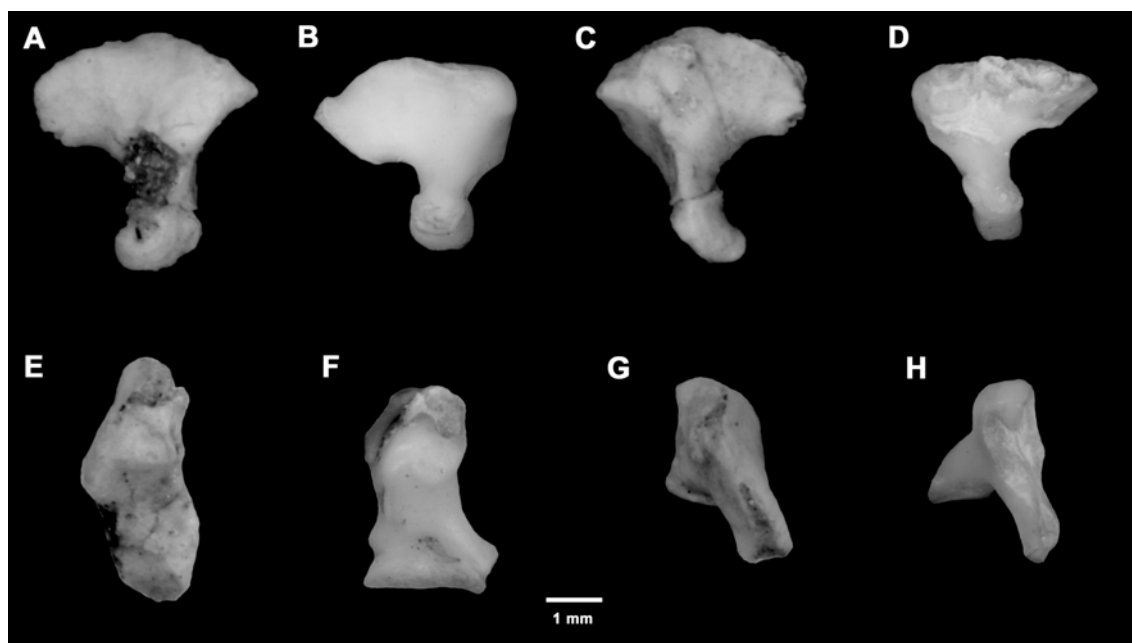


Figura 8. Cuadrado derecho asignado a *Najash rionegrina* (MPCA 387; A,C,E,G), comparado con el mismo elemento perteneciente a *Cylindrophis ruffus* (Anilioidea; B,D,F,H). A,B, vista lateral, C,D, vista medial, E,F, vista posterior, G,H, vista dorsal.

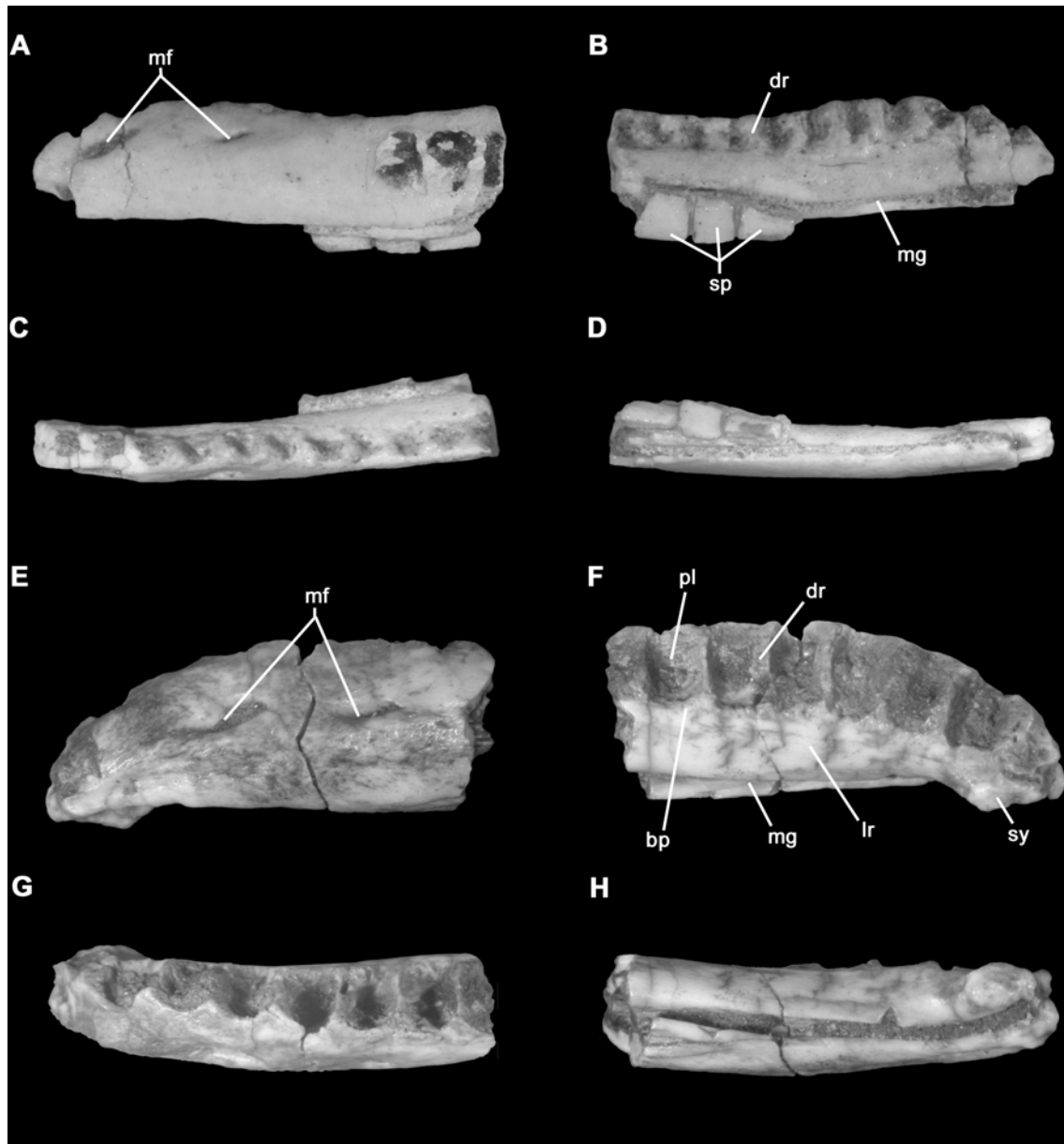
### *Mandíbula*

El ejemplar holotipo posee un fragmento de dentario izquierdo con la porción más anterior del esplenial en articulación. El fragmento corresponde al sector medio-anterior del dentario, careciendo del sector articular con el hueso compuesto, como así también de la región de inserción del ligamento sinfisiario. Ambas roturas presentan bordes “frescos”, evidenciando que el material debió haber estado más completo al momento de su extracción.

#### • *Dentario*

El dentario presenta dos forámenes mentonianos localizados en la superficie lateral, cercanos al extremo anterior del hueso conservado (Fig. 9A). El dentario del espécimen MPCA 380 también posee dos forámenes mentonianos localizados al nivel del “alvéolo” cuarto y sexto respectivamente, conociéndose correctamente dicha posición debido a que este espécimen se encuentra completo en su extremo anterior (Fig. 9E). En ambos especímenes estos forámenes difieren en tamaño considerablemente, siendo el foramen mentoniano anterior (a nivel del cuarto

“alvéolo”) más pequeño. El surco meckeliano se encuentra abierto a lo largo de toda la longitud del dentario (al menos en los fragmentos conservados), alojado en el sector medio-ventral donde el dentario se hace más profundo posteriormente (Fig. 9F). No se encuentran presentes dientes en ambos especímenes, existiendo 11 posiciones dentarias en el ejemplar holotipo. La implantación dentaria de



**Figura 9.** Restos mandibulares de *Najash rionegrina*. A, B, C, D, holotipo (MPCA 391) fragmento anterior de dentario izquierdo, con parte anterior del esplenial; E, F, G, H, fragmento anterior de dentario izquierdo (MPCA 380) (A,E, vista lateral, B,F vista medial, C,G vista dorsal, D,H, vista ventral). bp, placa basal, sy, sínfisis mandibular, mg, surco meckeliano, mf, forámenes mentonianos, pl, pleura, dr, cresta interdental, sp, esplenial.

*Najash* parece ser del tipo “Alethinophidia modificada” (sensu Zaher y Rieppel, 1999a), esto es, los dientes se alojaron en espacios discretos que se encuentran conformados mediante una prominente cresta interdental. Al igual que la condición presente en *Typhlops* y en serpientes aletinofidias, la cresta interdental separa a los espacios dentarios discretos (y probablemente a los dientes en vida) uno del otro y, además, conforma la pared lingual del espacio dentario que se encuentran emplazados en la placa basal (el “subdental shelf” de Conrad, 2004). Esta estructura, conformada por el sector lingual del dentario, le da soporte a la anquilosis que sostiene a los dientes a través de una osificación principalmente lingual de la base de los dientes. Una pequeña muesca puede ser observada en la pared posterolingual de algunos espacios dentarios, correspondiendo al foramen alveolar característico de serpientes. Mas allá de que *Najash* exhibe la típica condición aletinofidia con respecto a la implantación dentaria, la orientación de los espacios dentarios con respecto a la pleura retiene la típica condición labial pleurodonte presente en saurios y esolecofidios (sensu Zaher y Rieppel, 1999a).

Estos espacios dentarios se encuentran asentados en una desarrollada y oblicuamente inclinada pleura, mientras que la cresta lingual (“dental ridge” de Conrad, 2004) que se extiende ventralmente con respecto a la placa basal, se halla verticalmente orientada formando un reborde principalmente en la parte posterior del dentario (Fig. 9C-G). La presencia de un reborde que se extiende medialmente desde la cresta dental del dentario es típica de serpientes aletinofidias, y se encuentra ausente en *Scolecophidia* y saurios.

La región más anterior del ejemplar referido (MPCA 380) presenta una curvatura medial, proyectándose desde ésta una faceta bien notoria (Fig. 9F), la cual debería contactar al otro dentario en vida. Esta faceta exhibe forma arriñonada, debido a que el surco meckeliano excava esta faceta en su sector ventromedial, el cual se extiende anteriormente hasta el borde más anterior del dentario.

- *Esplénica*

Se ha preservado sólo la región anterior del esplenial, faltando la región posterior que articula con los huesos postdentarios y el sector más anterior del *rostrum*. Este hueso se encuentra expuesto sólo medialmente, articulado a la superficie medioventral del dentario del ejemplar holotipo, y cerrando en ese sector al surco meckeliano (Fig. 9B). La porción conservada corresponde a una lámina que cierra completamente al surco meckeliano. La naturaleza fragmentaria de este elemento no permite mayores apreciaciones.

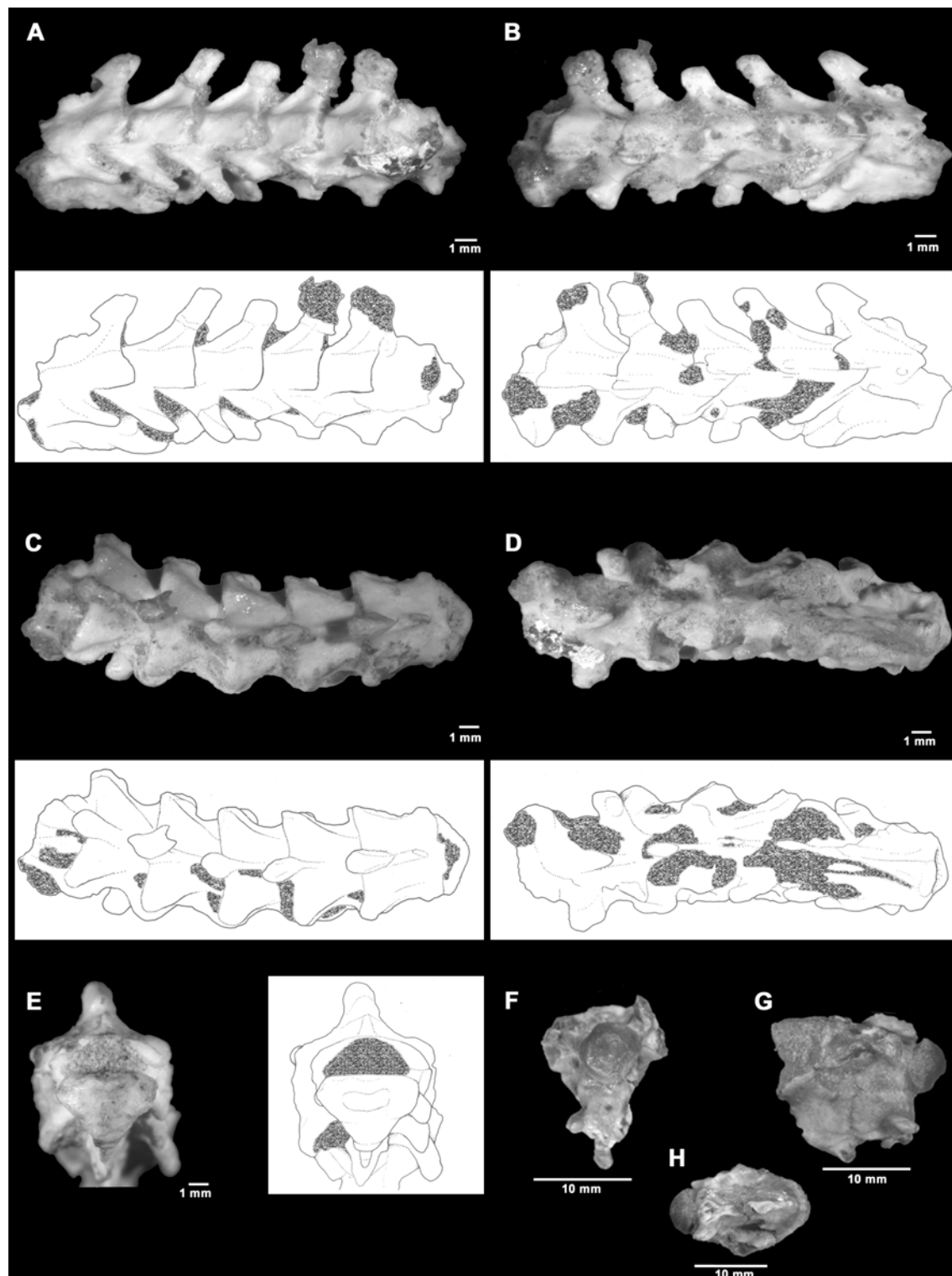
### ***Columna vertebral***

El ejemplar holotipo consta de un total de 122 vértebras, las cuales se encuentran distribuidas de la siguiente manera: axis, 106 vértebras troncales, 2 vértebras asignadas a la región sacra (con "pleuroapófisis"), 3 vértebras con "linfopófisis" y 6 vértebras caudales.

- *Axis*

La descripción del axis se basará principalmente en el ejemplar holotipo (MPCA 391; Fig 10). Esta vértebra se encuentra conformada por el arco neural, el odontoideo (pleurocentro del atlas), la hipoapófisis anterior (intercentro del axis), y el cuerpo vertebral propiamente dicho (pleurocentro del axis). En general el axis de *Najash* es algo elongado anteroposteriormente. La espina neural posee un importante desarrollo dorsoposterior, alcanzando el mismo desarrollo que las vértebras subsiguientes (Fig. 10A-B). Lateralmente, pueden apreciarse pleuroapófisis bien desarrolladas, las cuales exhiben una orientación posteroventral. No se encontraron vestigios de costillas asociadas al axis; además, la existencia de pleuroapófisis indica que el axis no pudo haber poseído costillas articuladas. En el ejemplar holotipo, el odontoideo como el intercentro del axis se encuentran fusionados al centro vertebral (pleurocentro del axis). Sin embargo, el ejemplar MPCA 383 exhibe la condición típica de las serpientes, la cual consiste en que el odontoideo se encuentra suturado, mientras el intercentro del axis se encuentra claramente fusionado al resto de la vértebra (Fig. 10G). El odontoideo posee un pequeño proceso odontoides dirigido anteriormente, condición típica

presente en serpientes actuales excepto los uropeltidos (Williams, 1959). El axis posee dos conspicuas hipoapófisis, las cuales tienen un importante desarrollo. La hipoapófisis anterior se origina en la región ventral del intercentro del axis, dirigiéndose ventroposteriormente y aplicándose a lo largo del borde anterior de



**Figura 10.** Axis y vértebras presacras anteriores de *Najash rionegrina* (MPCA 391). A,B vista lateral del ejemplar holotipo, C, vista dorsal, D, vista ventral, E vista anterior del axis. Axis (MPCA 383) en vista posterior (F), lateral (G) y ventral (H).

la segunda hipoapófisis. La hipoapófisis posterior posee un desarrollo mayor, originándose del pleurocentro del axis. Un carácter notable presente en la base de esta hipoapófisis, es la presencia de dos pequeños procesos dirigidos lateralmente (Fig. 10B-D), probablemente constituyendo una autapomorfía propia de *Najash*.

- *Vértebras troncales anteriores*

Las vértebras de *Najash* presentan la condición típica de los Squamata en poseer una vértebra del tipo procélica. Tanto el cóndilo como el cótilo poseen una forma circular, a diferencia de la forma oval presente en saurios y las serpientes escolecofidias. Además, la prezigapófisis se encuentra separada del zigantro por una zona no articular. El tectum del zigosfeno posee su borde anterior recto a levemente convexo, dependiendo de la posición en la columna vertebral. Las 5 vértebras troncales anteriores presentes en el ejemplar MPCA 391 poseen hipoapófisis bien desarrolladas. Estas se originan en la región posterior del cuerpo vertebral, justo antes de la constricción condilar. Mas allá de que ninguna de las hipoapófisis parece estar completa, se puede aseverar que poseyeron una importante longitud. Proximalmente, las hipoapófisis exhiben una sección subcircular, continuando esta morfología a lo largo de toda la hipoapófisis hasta el extremo distal conservado (Fig. 10D). Lamentablemente, al carecer de los extremos distales, no es posible conocer si *Najash* exhibía la condición presente en *Dinilysia patagonica*, en la cual se ha registrado un intercentro articulado en el extremo distal de las hipoapófisis más anteriores (Caldwell & Albino, 2002; Caldwell y Calvo, 2008). De todas maneras, la morfología reconocida en *Najash* difiere claramente de las hipoapófisis presentes en *Anilius scytale*, las cuales poseen forma laminar, y se asemeja a la condición presente en numerosos Macrostromata, cuya condición general se encuentra representada por hipoapófisis en forma de vara. Otra particularidad de las vértebras troncales anteriores de *Najash* es la presencia de espinas neurales con una importante

longitud y un corto desarrollo anteroposterior en la base de las mismas (Fig. 10A-

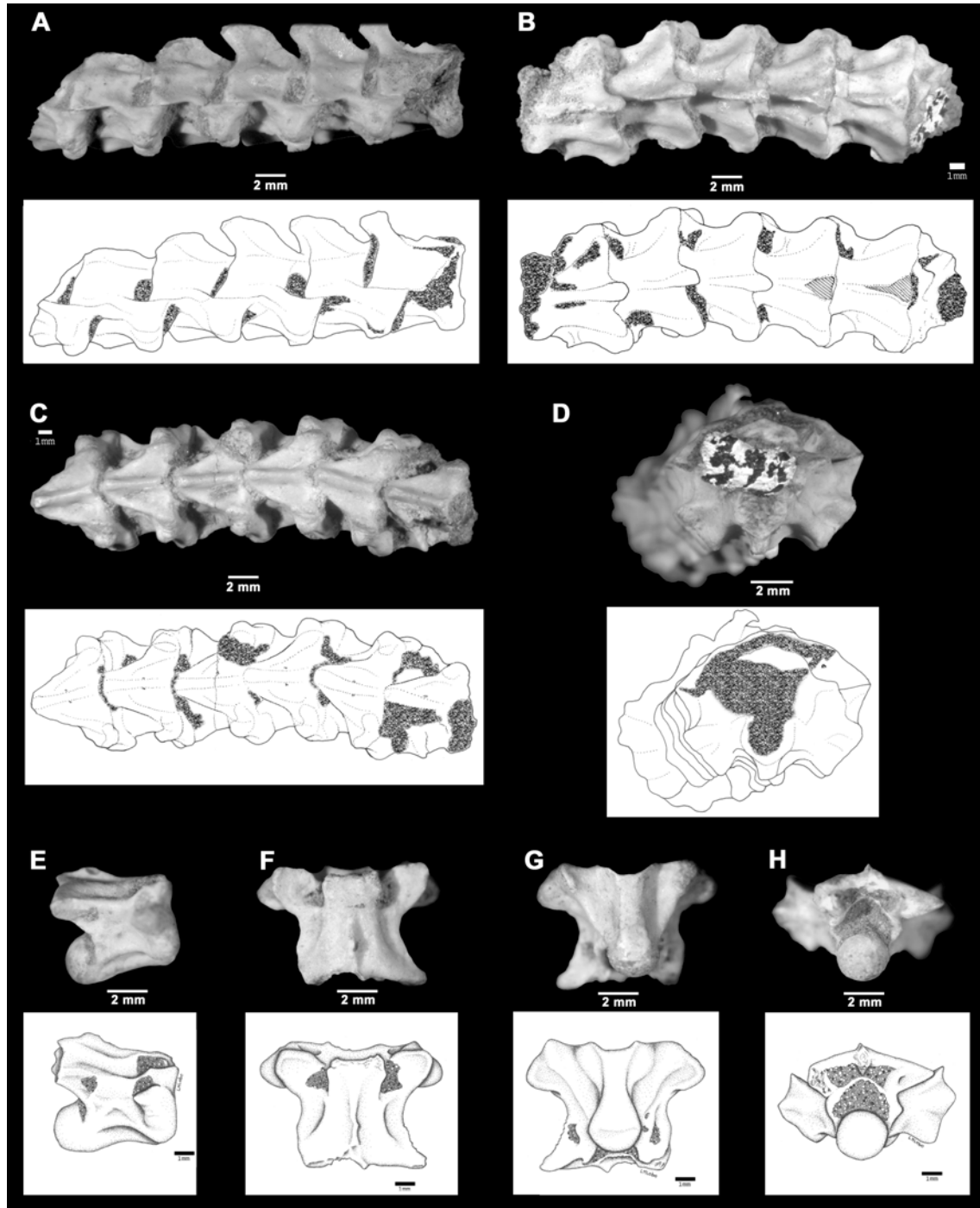


Figura 11. Vértabras presacras medio-posteriores de *Najash rionegrina*. Vista lateral derecha (A), dorsal (B), ventral (C) y anterior (D) del ejemplar holotipo (MPCA 393). Vista lateral derecha (E), dorsal (F), ventral (G) y posterior (H) de una vértebra troncal media desarticulada del ejemplar holotipo (MPCA 392).

B). Mas allá de que no se encontraron costillas articuladas en la sección anterior

de vértebras troncales anteriores, las dos primeras vértebras del ejemplar MPCA 391 poseen sinapófisis con rugosidades en su extremo lateral, lo cual estaría indicando la presencia de costillas articuladas desde la primer vértebra troncal anterior en *Najash*. No existen indicios de procesos parapofisiarios ni prezigapofisiarios.

- *Vértebras troncales medio-posteriores*

La región troncal medio-posterior comparte en gran medida la morfología presente en las vértebras troncales anteriores. Sin embargo, las vértebras de esta región poseen ciertas características propias. Una de las diferencias más remarcables es la ausencia de hipoapófisis (Fig. 11A-C). En lugar de estas estructuras, se encuentra una carena hemal de diferente grado de desarrollo dependiendo de la posición en la columna vertebral. Así, las vértebras medias exhiben una carena hemal bien definida, con un marcado desarrollo ventral y comprimida transversalmente. Esta estructura se va convirtiendo hacia la región caudal en una estructura más deprimida y aplanada, característica de la región vertebral posterior. En ambos casos, la carena hemal define dos cavidades laterales a esta estructura (Fig. 11C), las cuales corresponden con las fosas sublinfáticas presentes en serpientes aletínofidas actuales. De esta manera, el cuerpo vertebral adquiere una forma más triangular (en vista ventral) que en las vértebras troncales anteriores. Diapófisis y parapófisis están bien diferenciadas, siendo la diapófisis una estructura plana, mientras que la conformación de la parapófisis resulta en una estructura netamente convexa en forma esférica. Una característica de *Najash* que contrasta con las serpientes actuales, es que la diapapófisis se encuentra proyectada lateralmente más allá del límite marcado por el extremo lateral de la prezigapófisis (Fig. 11D). Esta condición sólo está presente en “Madtsoiidae” y en saurios. El arco neural es bastante deprimido dorsoventralmente, similar a la conformación observada en los anilioideos en general. La espina neural presenta un importante desarrollo anteroposterior con respecto a las vértebras troncales anteriores, y su altura va disminuyendo hacia las vértebras troncales más posteriores. El borde anterior de la espina neural se



origina muy cerca del borde anterior del zigosfeno, mientras que el borde posterior se fusiona con el borde posterior del arco neural. Los bordes dorsal y anterior de las espinas neurales son gráciles, mientras que el borde posterior se encuentra expandido, formando una especie de pilar posterodorsalmente dirigido. Lateralmente a la espina neural por sobre la fosa zigantral, puede apreciarse una cresta de pequeñas dimensiones, la cual se encuentra orientada anteroposteriormente. Las facetas zigapofisiarias poseen forma ovoidal, y se encuentran inclinadas unos 20-30 grados con respecto al plano frontal de la vértebra (Fig. 11E,F-H). Todos los ejemplares analizados carecen de proceso prezigapofisiario. El foramen paracotilar está ausente, existiendo una pequeña concavidad a cada lado del cótilo. El foramen parazigantral se encuentra presente, alojado en una pequeña y discreta fosa, existiendo en todas las vértebras analizadas un único foramen a cada lado del ziganthro.

- *Vértebras sacras*

Una de las características más intrigantes de la anatomía de *Najash* es la presencia de dos vértebras sacras, las cuales poseen pleuroapófisis bien desarrolladas (Fig. 12). La primera vértebra sacra posee una pleuroapófisis levemente curvada posteriormente, la cual es dorsoventralmente ancha en toda su longitud y anteroposteriormente angosta en la base. Las pleuroapófisis terminan en un extremo algo romo, difiriendo de las extensas superficies de contacto presentes en escamados con patas. En vista ventral, puede apreciarse que la primer pleuroapófisis izquierda se encuentra rota y algo desplazada anteriormente. La pleuroapófisis derecha se encuentra completamente preservada, mostrando su extensión lateral y algo anterior, hallándose en posición dorsal al pubis que se encuentra desplazado. Aunque el arco neural y la espina neural de la primer vértebra sacra es esencialmente similar a las vértebras presacras más posteriores, éstas difieren en la longitud, siendo más cortas que las presacras, de igual modo a lo que ocurre en las vértebras cloacales de las serpientes actuales (Hoffstetter y Gasc, 1960). Sin embargo, esta

observación no puede ser confirmada en vista ventral, ya que el cótilo de la primer vértebra sacra se encuentra fusionado con el cóndilo de la

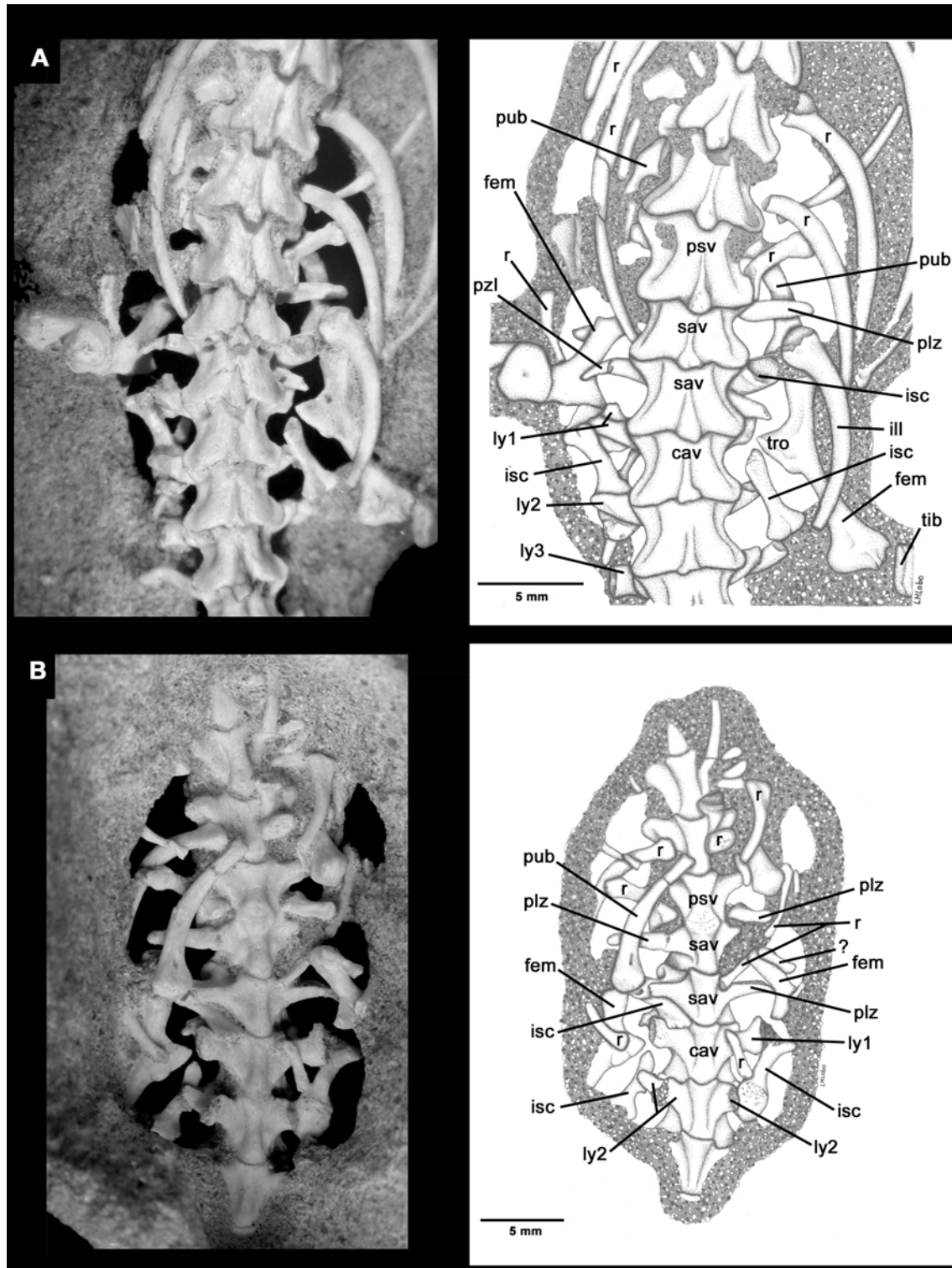


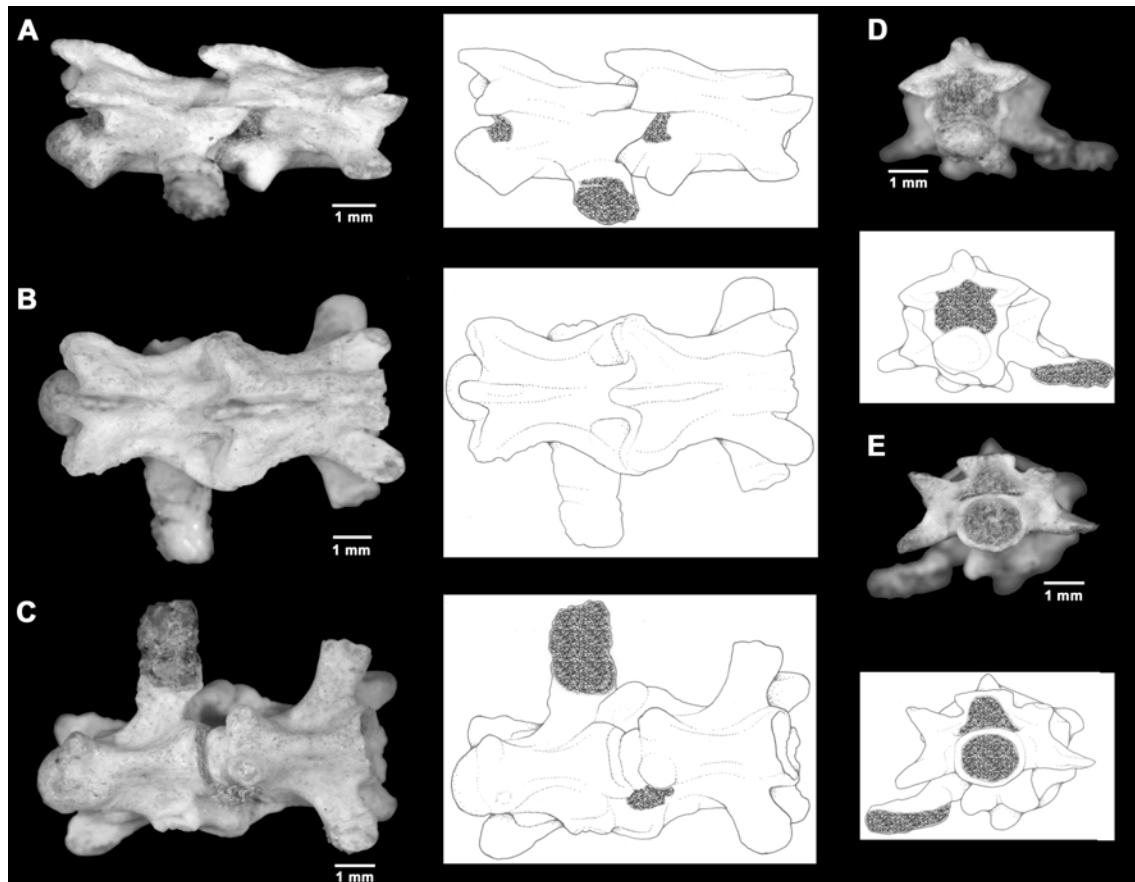
Figura 12. Vista dorsal (A) y ventral (B) de la región sacra del material holotipo de *Najash rionegrina* (MPCA 400).

última vértebra presacra mediante un pequeño cayo óseo. Esto probablemente se produjo por una sobreosificación producto del trauma que debe haber sufrido el ejemplar holotipo en vida, cuyo efecto puede ser observado muy claramente en el fémur izquierdo (ver más abajo). Ambas pleuroapófisis de la segunda vértebra sacra se han preservado satisfactoriamente, con la única excepción del extremo distal de la pleuroapófisis izquierda, el cual muestra signos de un leve deterioro (Fig. 12B). Estas segundas pleuroapófisis se encuentra apenas curvadas posteriormente; su base es ancha, adelgazándose distalmente hasta terminar en un ápice romo dirigido posterolateralmente.

- *Vértebras caudales*

El holotipo de *Najash* posee 9 vértebras caudales articuladas. Las dos vértebras caudales más distales se encontraban levemente dislocadas del resto, por lo que fueron preparadas separadamente para obtener una mejor observación de las mismas (Fig. 13).

Las primeras tres vértebras caudales exhiben linfoapófisis bien desarrolladas, las cuales se encuentran fusionadas al centro vertebral y dirigidas lateralmente. La primer linfoapófisis posee una contextura robusta, con una amplia base indivisa. La linfoapófisis derecha de la primera vértebra caudal se encuentra rota proximalmente. Afortunadamente, la linfoapofisis izquierda se encuentra mejor preservada, aunque posee rotos los extremos distales de ambas ramas. La rama dorsal de la primer linfoapofisis posee una conformación grácil, contrastando con la conformación robusta y aplanada de la rama ventral, la cual posee un importante ensanchamiento anteroposterior. Esta morfología se repetiría en el segundo par de linfoapofisis de acuerdo a los restos preservados, aunque con un menor tamaño, lo que da un aspecto más grácil a ambas ramas que conforman la linfoapofisis. Además, la conformación del espacio para el corazón linfático posee forma de V, mientras que en el primer par de linfoapofisis, el receso linfático posee forma de U (Fig. 13B). Esto se debe a que el primer par de linfoapofisis posee una base mucho más expandida dorsoventralmente que el segundo par. El tercer par de linfoapofisis se encuentran mucho mejor



**Figura 13. Vértebra caudales de *Najash rionegrina* (desarticuladas del ejemplar holotipo MPCA 400) en vista lateral (A), dorsal (B), ventral (C), posterior (D) y anterior (E).**

preservados que los dos anteriores, estando completa la rama ventral de la linfoapofisis derecha, mientras las otras ramas se encuentran apenas fragmentadas distalmente. El tercer par de linfoapofisis es bastante similar al segundo par, excepto por el mayor tamaño de las ramas dorsal y ventral en la ase, donde la rama ventral es notablemente más grande que la rama dorsal. La rama dorsal es levemente cóncava ventralmente, mientras que la rama ventral es levemente cóncava dorsalmente, finalizando distalmente en un extremo romo dirigido anterodorsalmente. Las siguientes vértebras caudales poseen la morfología típica de las vértebras postcloacales presentes en serpientes actuales. Así, las vértebras caudales (a partir de la cuarta vértebra) de *Najash* exhiben pleuroapofisis bien desarrolladas lateralmente, las cuales decrecen en tamaño hacia el extremo de la región caudal (Fig. 13 y Fig. 15). Estas pleuroapofisis se

encuentran anterolateralmente dirigidas, finalizando en un extremo redondeado. Las primeras 4 pleuroapófisis poseen una conformación más robusta en su base que las pleuroapófisis mas posteriores, siendo estas últimas más gráciles y aplanadas dorsoventralmente. El arco neural y la espina neural de las vértebras caudales no difieren de la condición presente en las vértebras sacras y las últimas vértebras troncales (Fig. 13A,B). Ventralmente, las 3 primeras vértebras caudales no poseen ningún tipo de proyección ventral, estando conformado el centro vertebral de igual manera que en las vértebras sacras-últimas troncales (Fig. 12B). Sin embargo, a partir de la cuarta vértebra caudal es posible observar dos conspicuas estructuras justo por delante de la constricción condilar. Estas estructuras pares en forma de mamelones se encuentran dirigidas posterolateralmente. Su extremo distal posee una especie de superficie que en las vértebras caudales 4 a 6 posee una conformación cóncava, convirtiéndose en redondeada en las últimas vértebras caudales preservadas.

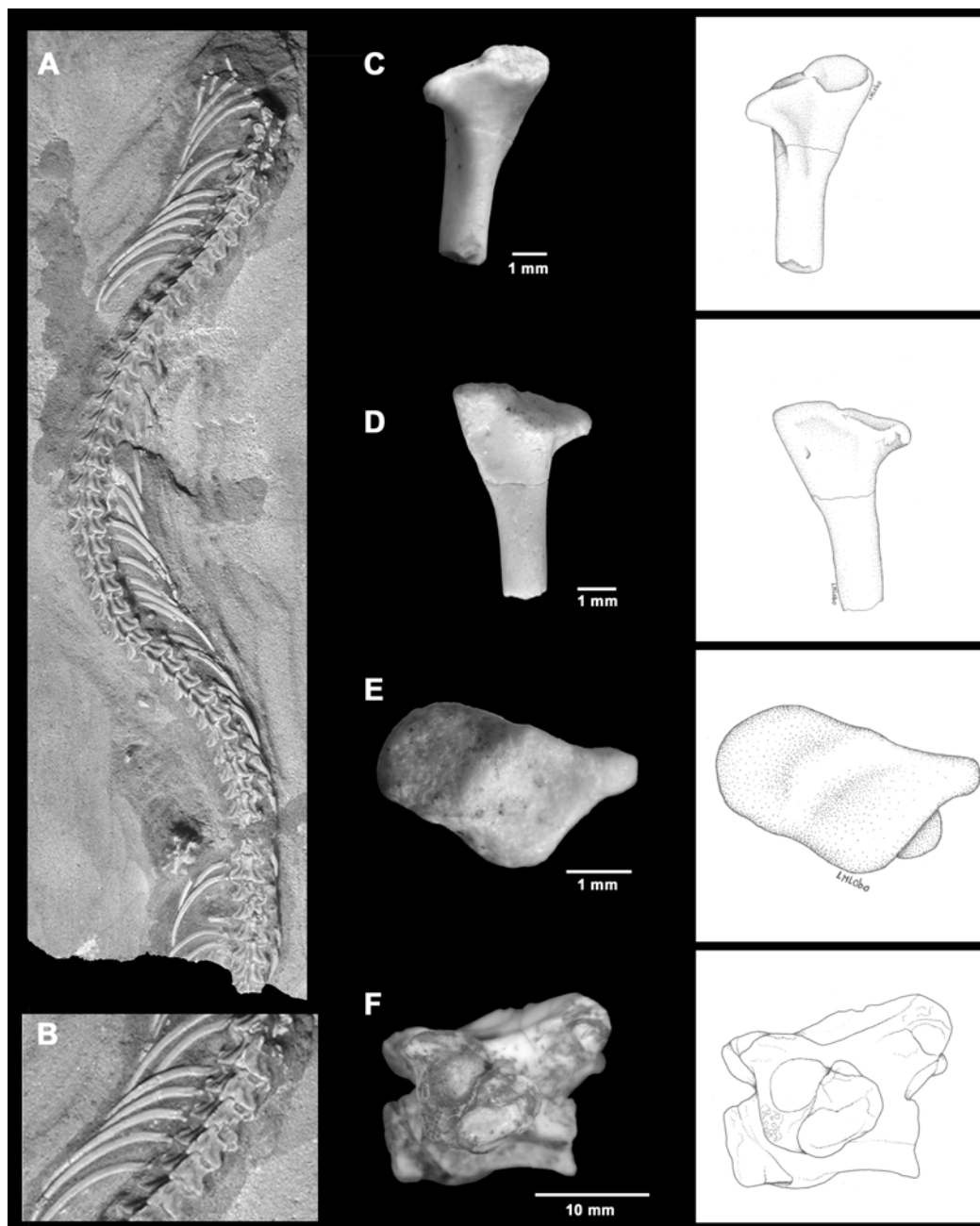
- *Costillas*

Las costillas poseen una importante longitud, reduciéndose ésta hacia los extremos craneal y caudal de la columna vertebral. La cabeza articular (Fig. 14C-E) muestra dos facetas articulares netamente diferenciadas para la diapofisis y la parapofisis. Como en todas las serpientes terrestres, existe un conspicuo proceso tuberculiforme, habiendo estado dirigido verticalmente en vida del animal. Ambas superficies articulares poseen dimensiones similares, y su superficie es levemente cóncava, estando separadas una de otra por un pequeño escalón.

### ***Cintura pélvica y miembro posterior***

- *Ilion*

El ejemplar MPCA 400 posee sólo el ilion derecho. Este elemento presenta forma de costilla, constando de un sector articular (acetabular) y un sector dirigido caudalmente en forma de varilla que se afina progresivamente hasta finalizar en un extremo aguzado. El extremo anterior (acetabular) exhibe



**Figura 14. Costillas de *Najash rionegrina*. Sección presacra media del holotipo (A,B) en vista dorsal (MPCA 392); C, D, E vista en detalle del extremo proximal de una costilla en vista ventral, dorsal y proximal en ese orden (MPCA 392); F, vista lateral de una vértebra presacra media con la costilla articulada (MPCA 388).**

una conformación robusta, de contorno redondeado, careciendo de facetas articulares para los otros elementos pelvianos, como así tampoco para la conformación del acetábulo. El cuerpo principal del ilion exhibe una curvatura que, comparada con reptiles serpentiformes (e.g. anguidos) y serpientes actuales (e.g. escolecofidios), se dirige en sentido caudodorsal. Esta conformación tubular

y grácil se encuentra presente en numerosos escamados serpentiformes (e.g. *Ophisaurus*, *Dibamus*), probablemente como producto del adelgazamiento de la hoja ilíaca, ya que en los escamados donde se documenta la reducción de la cintura pélvica, se observa una progresiva reducción del área de la superficie de inserción de la musculatura iliaco-apendicular (músculos *iliofemoralis*, *iliotibialis*, etc.). En vista medial, el ilion presenta una superficie lisa, careciendo de rugosidades y/o bordes, los cuales están presentes en todos los escamados que poseen conexión con las diapófisis de la/las vértebras sacras.

- *Pubis*

Se han conservado ambos pubis, sin embargo el pubis izquierdo presenta su extremo distal alterado por un cayo óseo (similar al resto de los elementos del lado izquierdo). El pubis derecho se puede observar en vista lateral. Este, al igual que el ilion, posee forma grácil y alargada, con una suave curvatura ventroposterior. Carece de tubérculo pectíneo (= processus lateralis pubis, proceso prepúbico) y sólo es observable un pequeño foramen obturador en el tercio superior del hueso. El extremo dorsal (acetabular) exhibe una conformación rectangular (observable en el pubis izquierdo), careciendo de facetas tanto para el acetábulo como para la articulación con el ilion e isquion.

- *Isquion*

Apesteguía y Zaher (2006) determinan como isquion a varias piezas presentes en el ejemplar MPCA 400 (Fig. 12B). Este elemento pélvico presenta su extremo dorsal (acetabular) robusto y de forma subrectangular. Inmediatamente por debajo del extremo acetabular el isquion sufre una constricción para luego sufrir una expansión anteroposterior, logrando que el isquion presente una conformación laminar distalmente. Sin embargo, no existen indicios en el borde distal de una zona sinfisiaria para la articulación con el otro isquion, como sucede en escamados sin reducción del miembro posterior. De esta manera la fenestra tiroidea no quedaría definida entre el pubis y el isquion, ya que los límites de la misma se encuentran

representados por los contornos del isquion más el pubis cuando se hallan en contacto con su contraparte.

- *Femur*

Este hueso conserva en gran medida la forma original esperada para un saurio que no posee reducción en el miembro posterior. Se encuentra conformado por una diáfisis relativamente corta (9,5 mm) y robusta (Fig. 16A). La cabeza femoral se encuentra bien proyectada proximalmente, formando un leve ángulo con respecto al eje longitudinal de la diáfisis. En vista proximal (acetabular) ésta posee forma subcircular, con un eje anteroposterior ligeramente mayor. Un rasgo notable del fémur de *Najash* es la presencia del trocánter interno netamente desarrollado, carácter que contrasta con las serpientes Cretácicas con miembros posteriores desarrollados (*Pachyrhachis*, *Haasiophis* y *Eupodophis*), en las cuales el trocánter se encuentra ausente. Este exhibe un borde subparalelo al eje longitudinal de la diáfisis, delimitando lateralmente una superficie diferenciada, al igual que en saurios sin reducción de miembros.

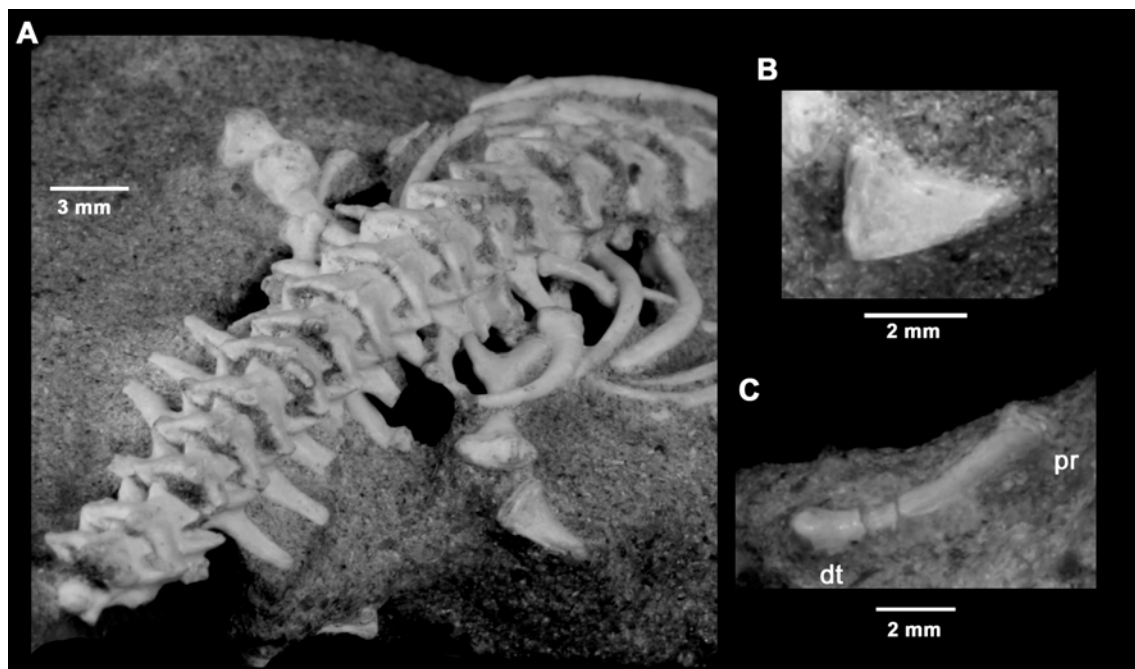
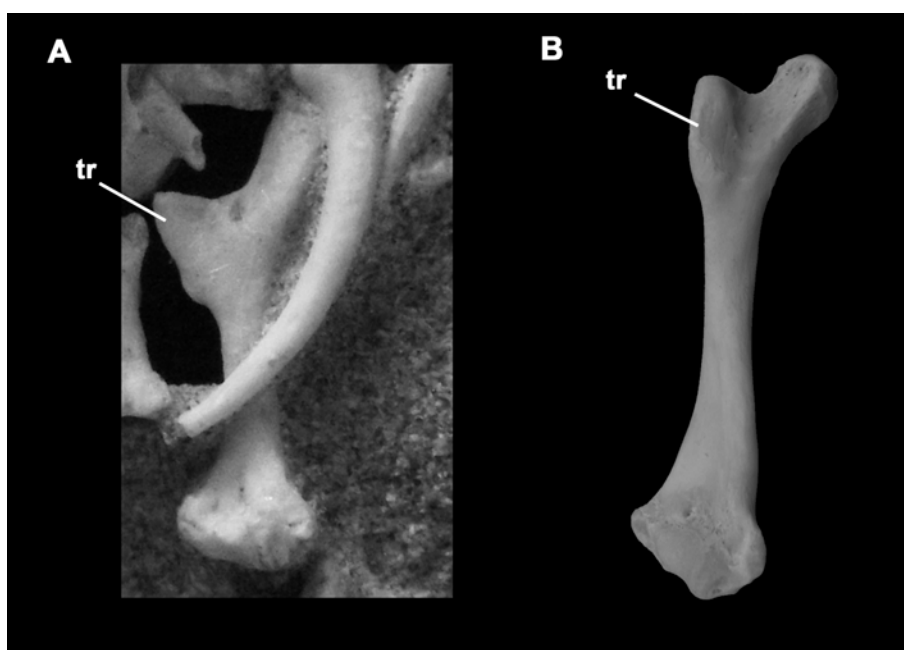


Figura 15. Región sacra y elementos del miembro posterior de *Najash rionegrina* (MPCA 400). A, vista dorsoposterior de la region sacra; B, detalle del extremo proximal de la tibia derecha; C, fibula derecha?. pr, extremo proximal de la fibula, dt, extremo distal de la fibula.



Distalmente, la tróclea presenta el cóndilo tibial bien diferenciado, mientras que el epicóndilo anterior se encuentra pobremente desarrollado. El fémur izquierdo posee una patología muy notable, la cual se encuentra evidenciada por un callo óseo de grandes dimensiones. Así, la diáfisis se encuentra acortada, ya que se produjo un desplazamiento de los dos fragmentos de fémur, generando un acortamiento de este hueso. Además, puede observarse una pequeña aunque notable rotación entre las dos secciones de fémur, claramente visible cuando se compara con el fémur derecho. De esta manera, el callo óseo conecta las dos secciones femorales, estando estas levemente yuxtapuestas.



**Figura 16.** Fémur derecho de *Najash rionegrina* (MPCA 400) en vista anterior (A); fémur derecho de *Tupinambis merianae* en vista anterior. No a escala. tr, trocanter interno.

- *Tibia*

En el ejemplar holotípico sólo se ha conservado la región proximal de la tibia derecha estrechamente relacionada con el extremo distal del fémur (Fig. 15A-B). El extremo anterior se encuentra fuertemente expandido, conformando una superficie articular de contorno rectangular. La superficie articular es plana a levemente cóncava, y no se observan indicios de cresta cnemial, la cual se

encuentra presente en la mayoría de los saurios sin reducción de miembros.

- *Fíbula*

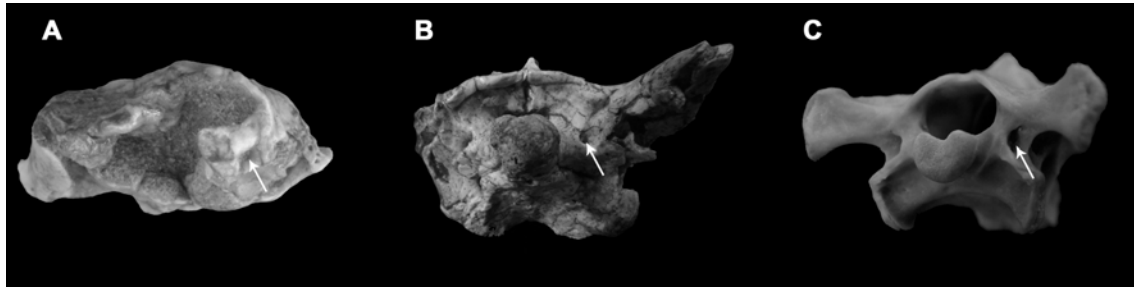
Por debajo y atrás del fragmento de tibia derecha se encuentra un elemento determinado como fíbula. Al parecer, este elemento se encontraría conservado completo, presentando una diáfisis tubular de aspecto grácil (Fig. 15C). El extremo anterior presenta una conformación circular, con su cara articular plana a levemente convexa. El extremo distal resulta algo más irregular que el anterior, con una pequeña proyección medial?, lo cual genera un ensanchamiento de la fíbula en ese sector. Esta morfología resulta muy similar a la presente en saurios actuales sin reducción de miembros, en los cuales la fíbula se encuentra ensanchada en su sector distal, articulando ampliamente con el astrágalo-calcáneo (ver Rieppel, 1980c; Conrad, 2006).

### 3.3 Discusión

Hasta el momento, se han recuperado muy pocos materiales craneanos de *Najas rionegrina*, los cuales han aportado algunas pistas acerca de la anatomía craneana de esta especie. Otro de los inconvenientes relativos al conocimiento del esqueleto craneano de este reptil, es que el único material neurocraneano disponible (MPCA 385) perteneció a un individuo juvenil, por lo que se debe tener cierta precaución, ya que algunos de estos caracteres pueden variar notablemente durante la ontogenia postnatal (ver Cap. 4.3). Mas allá de esto, ciertos rasgos presentes en el material conservado resultan sumamente informativos a fin de poder conocer la anatomía craneana de este relevante taxón.

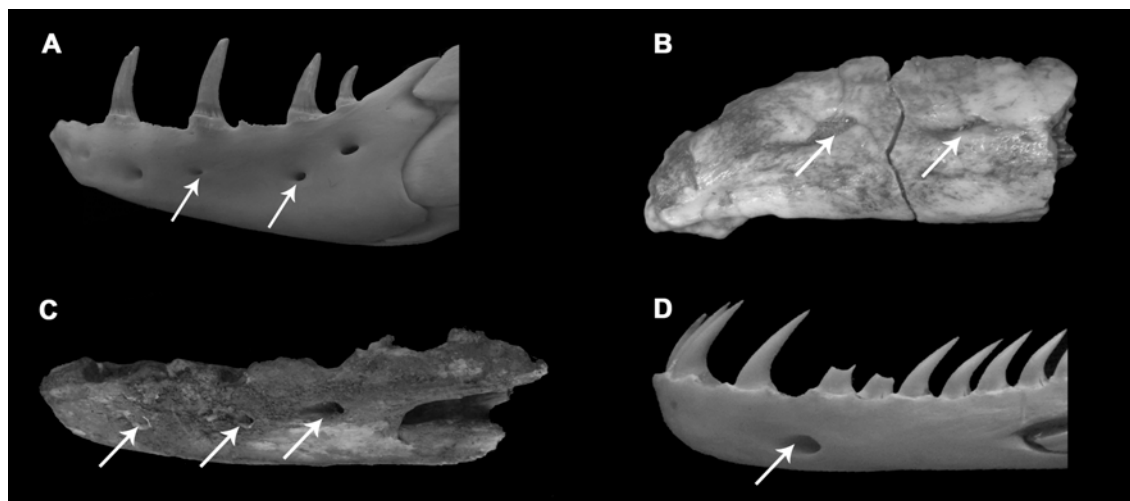
En lo que respecta al neurocráneo, ciertos caracteres como la presencia de un pié columelar de grandes dimensiones, un foramen externo para la salida del nervio glosofaríngeo (IX), nervio vago (X) y las ramas del nervio hipogloso (XII), recuerdan al neurocráneo de *Dinilysia patagonica* (ver Cap. 4.1). Este último carácter, el cual describe la presencia de un solo foramen lateral al cóndilo occipital, también se encuentra presente en varanoideos (e.g. *Varanus*, Bahl

[1937]), anfisbaenidos, algunos saurios fosoriales (e.g. *Ophisaurus*), y en algunas serpientes (e.g. *Typhlops*). De todos los especímenes actuales comparados, resulta evidente que dicho carácter se encuentra ampliamente distribuido (aunque no exclusivamente) en escamados ápodos (Fig. 17).



**Figura 17.** A, neurocráneo de *Najash rionegrina* en vista posterior; B, neurocráneo de *Dinilysia patagonica* en vista posterior; C, neurocráneo de *Ophisaurus apodus* en vista posterolateral. La flecha indica el foramen común para los nervios IX, X y XII. No a escala.

El dentario de *Najash* exhibe caracteres sumamente relevantes, como ser la presencia de dos forámenes mentonianos, y la conformación de una sínfisis mandibular. Estos rasgos se encuentran ampliamente presentes en saurios actuales, por lo que su presencia en serpientes ha sido postulada como plesiomórfica por varios autores (Tchernov et al., 2000; Lee y Scanlon, 2002; Apesteguía y Zaher, 2006). Es de destacar que el número de forámenes mentonianos en las serpientes se reduce a uno, aunque existen especies que poseen dos o tres de estos forámenes (Hoffstetter, 1959; Scanlon, 1997, 2006). Estas serpientes portadoras de esta condición, forman parte del grupo de los “Madtsiidae” (Fig. 18C), aunque debe destacarse que incluso dentro de esta cuestionada agrupación *Wonambi* posee un solo foramen mentoniano (ver Rieppel et al., 2002).



**Figura 18. Dentarios en vista lateral mostrando el/los forámenes mentonianos (indicados con flechas). A, *Heloderma suspectum*; B, *Najash rionegrina*; C, *Madtsoia camposi*; D, *Boa constrictor*. No a escala.**

La presencia de una faceta articular en el extremo anterior del dentario estaría indicando un contacto entre las dos ramas mandibulares, al igual que sucede en saurios actuales. En saurios, el contacto entre los dos extremos mandibulares ocurre a través de fuertes ligamentos insertados en facetas más o menos definidas (Fig. 19A), evitando así el disloque entre estas dos estructuras durante la captura y transporte intra-oral de ítems alimenticios en la cavidad oral (Schwenk, 2000). Por el contrario, en las serpientes no existe faceta de inserción de ligamentos (Fig. 19C), además de que los tejidos blandos que conectan las ramas mandibulares son de naturaleza completamente distinta a la presente en saurios, exhibiendo una importante longitud y elasticidad (Bellairs, 1984; Young, 1998).

Con respecto al esqueleto postcraneano, *Najash* presenta numerosas características típicas de los escamados serpentiformes, como ser un alto número de vértebras presacras (+ de 120), pelvis con sus elementos constitutivos reducidos y de forma tubular, y el miembro posterior desproporcionadamente pequeño en relación a la longitud corporal. Las vértebras presacras de *Najash* poseen forámenes parazigantrales, los cuales se hallan en una pequeña depresión uno a cada lado, lateralmente al zigantro. Esta condición puede ser observada en

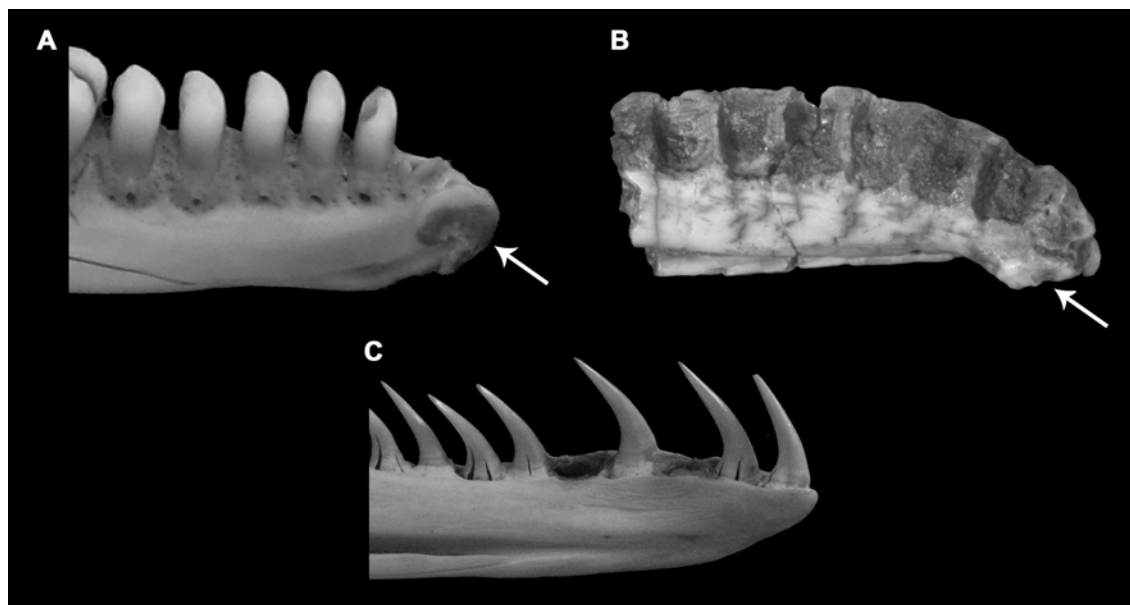
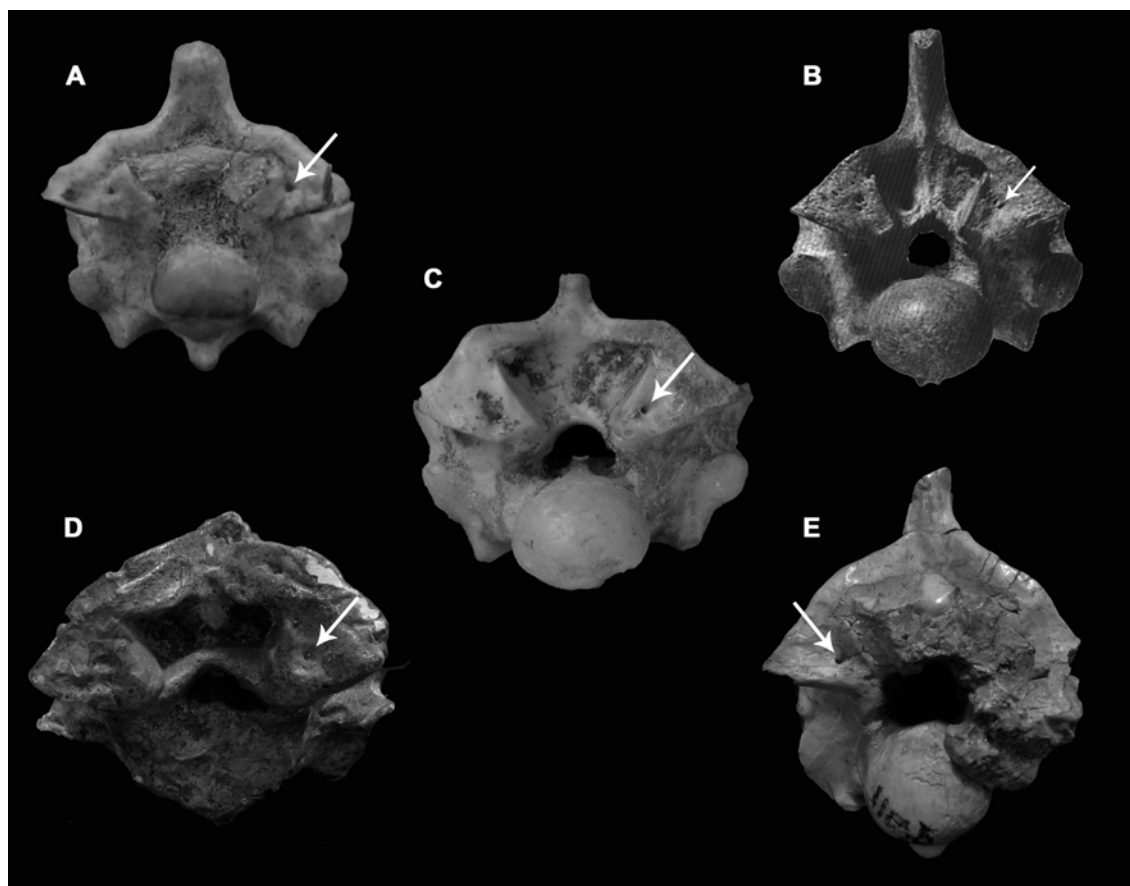


Figura 19. Región anterior del dentario de *Ophisaurus apodus* (A), *Najash rionegrina* (B), y *Python molurus* (C). La flecha indica la faceta de contacto con la otra rama mandibular. No a escala.

numerosas serpientes fósiles como “Madtsoiidae” (Fig. 20C-D) y la serpiente paleocénica Norteamericana *Tuscahomaophis* (Holman y Case, 1992). Algo destacable, es que se ha observado una importante variación con respecto a este carácter, siendo la condición presente en *Najash* (i.e. un solo foramen alojado en una pequeña depresión lateral al ziganthro) la misma que presentan *Madtsoia*, *Gigantophis*, *Yurlunggur*, *Nanowana* y otros “Madtsoiidae”. Sin embargo, *Wonambi naracoortensis* exhibe numerosos forámenes pequeños en la región parazigantral (Smith, 1976; Fig. 20B), característica presente también en *Eunectes murinus* (Lee y Scanlon, 2002: fig. 10K), serpiente actual que según las filogenias propuestas se encuentra distante filogenéticamente de los “Madtsoiidae”. De esta manera, existen en la actualidad dudas con respecto a la homología de esta estructura (ver Rage, 1984; Rage y Werner, 1999) siendo evidente la necesidad de un estudio anatómico profundo del foramen parazigantral a fin de determinar su “marca” filogenética en los distintos taxa en el que se encuentra presente.

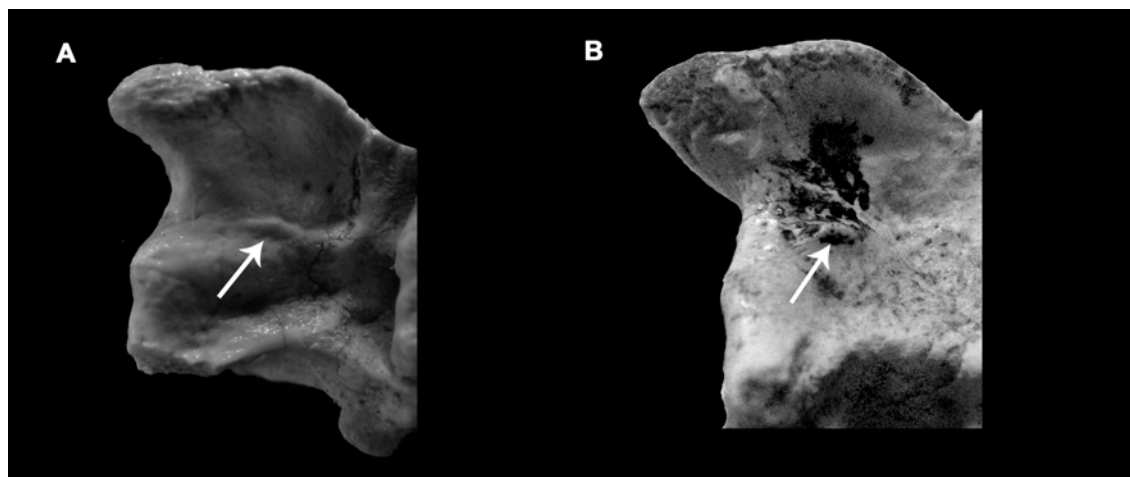
Como fuera detallado en la descripción, las vértebras presacras medias y posteriores de *Najash* exhiben una pequeña cresta a cada lado de la espina



**Figura 20. Vértabras troncales en vista posterior. A, *Najash rionegrina*; B, *Wonambi naracoortensis* (tomado de Smith [1976]); C, *Yurlunggur* sp.; D, *Gigantophis garstini*; E, *Madtsoia bai*. La flecha indica el foramen parazygantral. No a escala.**

neural. Esta cresta, la cual se propone nombrar como cresta arcual, también se encuentra presente en *Dinilysia patagonica* (Scanferla y Canale, 2007; Fig. 21B). Esta cresta, ausente en las serpientes actuales revisadas, se encuentra en la zona de inserción de la musculatura epiaxial, más precisamente en la zona de inserción de los músculos del grupo transversoespinales de Squamata serpentiformes (Gasc, 1967; Gans, 1974). Así, esta estructura pudo haber servido de inserción para algún tipo de músculo epiaxial, los cuales poseen una relevante función en la flexión axial, principal movimiento para la locomoción sin miembros (Gans, 1974; Edwards, 1985).

No se han hallado indicios de elementos de la cintura pectoral ni del miembro anterior en el ejemplar holotipo de *Najash*, característica compartida



**Figura 21.** Vista lateral del arco neural de *Najash rionegrina* (A) y *Dinilysia patagonica* (B), mostrando en detalle la cresta arcual (flecha). No a escala

con las serpientes actuales, en las cuales no se encuentran vestigios de estas partes del esqueleto. Sin embargo, debe destacarse el reciente hallazgo en serpientes basales de la presencia de musculatura que usualmente se encuentra asociada a estas estructuras óseas en escamados tetrápodos (Tsuihiji et al., 2006). De este modo, no debe descartarse del todo la probable presencia de elementos de cintura y miembro anterior en *Najash*, ya que el único ejemplar que conserva la región presacra anterior no se encuentra completo en dicha región corporal. Además, los escamados serpentiformes que muestran una fuerte reducción de miembros y cinturas y que poseen incluso un menor grado de desarrollo del miembro posterior, suelen conservar parte de ambas en distintos grados de desarrollo (Greer, 1991; Kearney, 2002; Jerez y Tarazona, 2008), por lo que no resultaría extraño la presencia de restos de cintura escapular y/o miembro anterior en *Najash*; esta observación sólo podrá confirmarse a través del hallazgo de más ejemplares de esta especie.

La parte corporal que más interés ha suscitado en el esqueleto de *Najash* es sin lugar a dudas el miembro posterior. Basado en la presencia de un fémur con trocánter interno conspicuo, la cabeza femoral bien diferenciada, el extremo proximal de la tibia robusto, la extensión longitudinal de la fíbula y su expansión distal, es plausible reconstruir un miembro posterior de *Najash* bien desarrollado (i.e. con desarrollo de elementos distales del autopodio), el cual pudo incluso

haber poseído dígitos. Además, este grado de desarrollo evidencia que probablemente este miembro sobresaldría por fuera del cuerpo, al igual que un saurio tetrapodo. Esta reconstrucción, aunque tentativa, encuentra sustento en la patología presente en la pierna izquierda del ejemplar MPCA 400. Esta patología concuerda con una fractura en diagonal con desplazamiento de partes, la cual usualmente se produce por la no inmovilización del miembro afectado. De esta manera se forma un cayo que reúne las secciones en el punto de contacto, en este caso de manera yuxtapuesta, generando un acortamiento general del hueso. Para que se produzca dicha fractura debe existir un movimiento del miembro. Hasta el momento, las únicas serpientes con miembros posteriores comparables en desarrollo con *Najash* son las serpientes marinas Cretácicas *Pachyrhachis* (Lee y Cladwell, 1998: fig. 14), *Haasiophis* (Rieppel et al., 2003: fig. 9) y *Eupodophis* (Rage y Escuillie, 2000: fig. 2C). Estas serpientes muy probablemente hayan poseído dígitos, como puede observarse en el miembro posterior de *Eupodophis* y *Haasiophis*, serpientes que exhiben elementos proximales del autopodio (Rage y Escuillie, 2000; Rieppel et al., 2003) y cuyo fémur posee una estructura mucho más simplificada que la presente en este hueso en *Najash*. Esta condición contrasta con los miembros posteriores vestigiales presentes en serpientes actuales, en las cuales sólo se conservan rudimentos pélvicos y a lo sumo un fémur poco diferenciado (Bellairs, 1950; Mlynarski y Madej, 1961; List, 1966; Renous et al., 1976). Otra importante característica del miembro posterior de *Najash*, es que la pelvis se encontraba dispuesta por fuera de la parrilla costal, difiriendo marcadamente con las serpientes actuales, en las cuales los rudimentos de cintura pélvica se encuentran por dentro de la parrilla costal. Además, la presencia de un trocanter interno notablemente desarrollado permite inferir que la musculatura asociada a dicho accidente óseo (m. puboisquiofemoral) se encontraba al menos presente. Esta musculatura genera el movimiento hacia atrás y adelante del fémur encontrando su área de inserción en la cresta formada por el trocanter interno (ver Gadow, 1880; Gregory y Camp, 1918). Por todo esto, resulta evidente que el miembro posterior en *Najash* fue un elemento que se encontraba por fuera del cuerpo, quizá incluso pudiendo ser



utilizado durante la cópula. Las serpientes actuales utilizan los rudimentos de miembro posterior durante la cópula (Mlynarski y Madej, 1961; Barker et al., 1979; Carpenter et al., 1978; Osborne, 1984), exhibiendo una “espuela” que sobresale en mayor o menor grado del cuerpo de la serpiente.

Recientemente, Caldwell y Calvo (2008) en su trabajo acerca de un nuevo ejemplar de *Dinilysia patagonica* discutieron algunos aspectos relacionados con *Najash rionegrina*, los cuales a continuación se discutirán bajo la nueva evidencia presentada en esta tesis. En primer medida, estos autores precisan la edad de los niveles portadores de *Najash rionegrina* como Turoniano superior, sin mayores precisiones. Hasta el momento, la evidencia disponible (ver Corbella et al., 2004) indica una edad Cenomaniana para los niveles portadores de este taxón (ver más arriba).

Caldwell y Calvo (2008) hacen hincapié en una serie de rasgos anatómicos compartidos por *Najash* y *Dinilysia*, los cuales según estos autores podrían constituir potenciales sinapomorfías de un clado gondwanico de serpientes basales formado por estos dos taxa. Dentro de estos caracteres se encuentran la forma de “I comprimida” del prootico (producida en ambos casos por la ausencia del lateroesfenoides y el enorme tamaño del pie columelar), falta de crista circumfenestralis y procesos basipterigoideos presentes. Además, postulan que la única diferencia entre *Najash* y *Dinilysia* es la falta de contacto de los procesos anteriores del prootico por delante del único foramen trigémino.

Según los resultados obtenidos en esta tesis, los caracteres referidos por estos autores resultan ser plesiomórficos en su gran mayoría, siendo la estructura del prootico también compartida por los “Madtsoiidae” australianos, los cuales emergen en la filogenia presentada (ver Cap. 6) como un grupo de Macrostromata.

Con respecto al contacto entre los procesos anteriores del prootico, debe resaltarse la naturaleza juvenil del ejemplar referido a *Najash rionegrina* (MPCA 385), y por lo observado en el desarrollo postnatal de *Dinilysia* (Cap. 4.3) permite inferir que dicha falta de contacto puede responder a una cuestión ontogenética (Fig. 22).

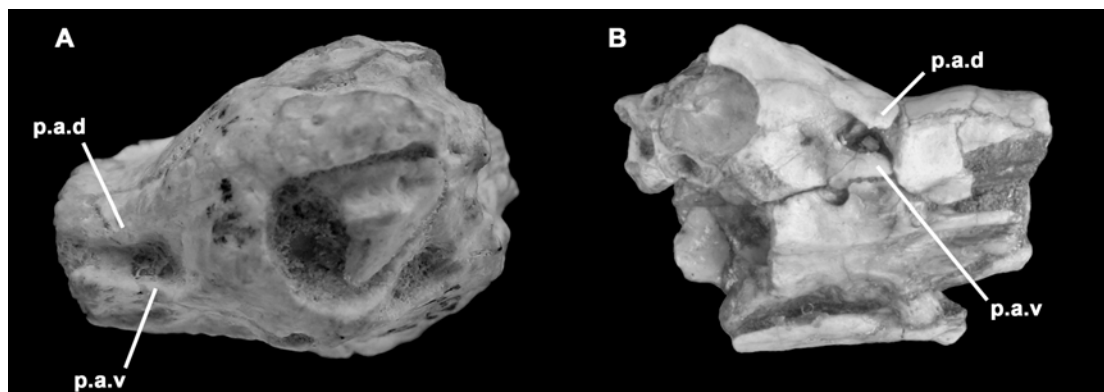
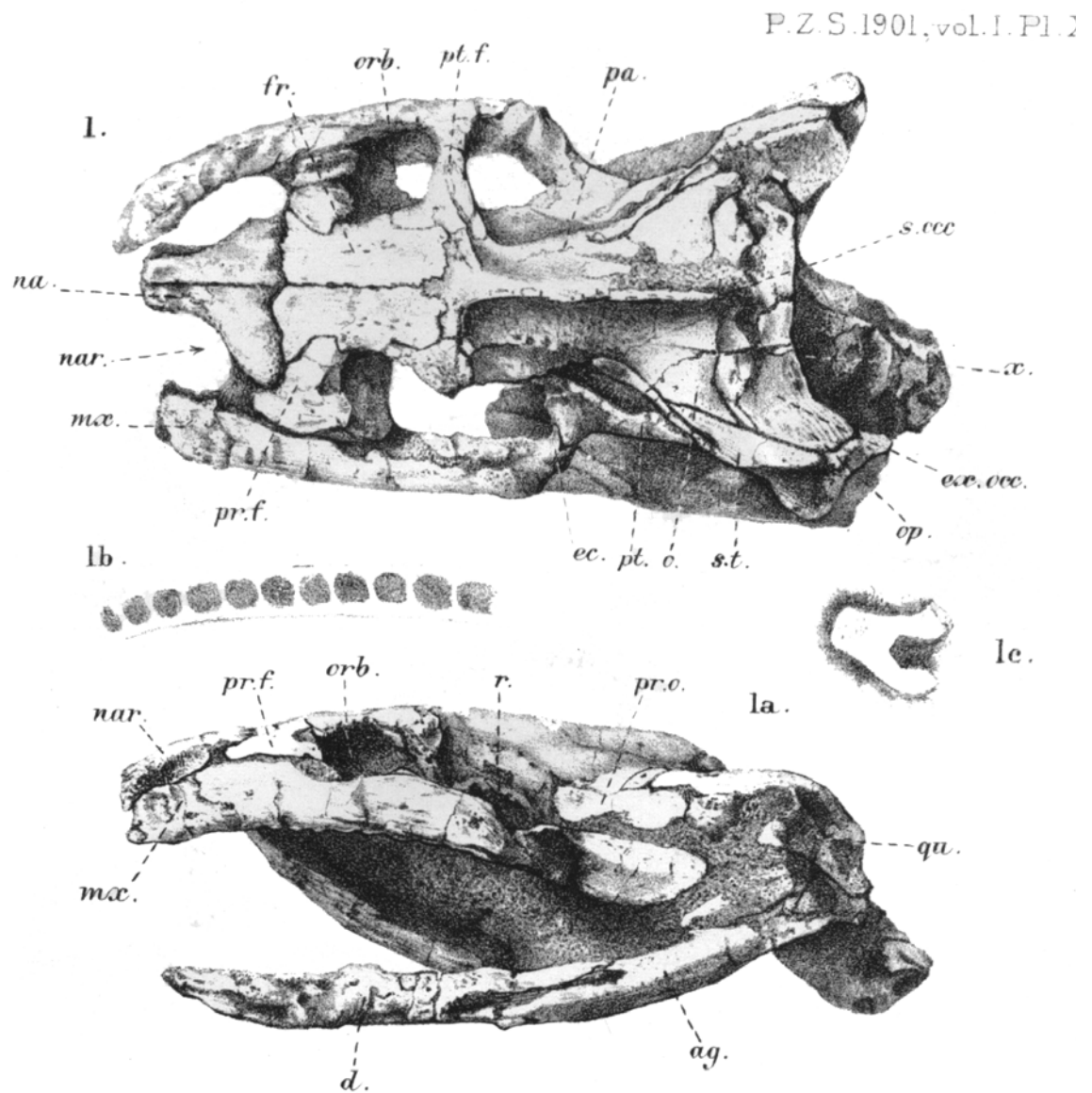


Figura 22. A, vista lateral izquierda del ejemplar juvenil de *Dinilysia patagonica* (MLP 71-VII-29-1); B, vista lateroventral derecha del ejemplar de *Najash rionegrina* (MPCA 385). p.a.d, proceso anterior dorsal del prootico, p.a.v, proceso anterior ventral del prootico. No a escala.

**Capítulo 4** - Descripción de los ejemplares conocidos de  
*Dinilysia patagonica* Smith-Woodward, 1901



*Dinilysia patagonica* constituye una pieza clave para comprender el origen y evolución de las serpientes, debido principalmente a la calidad y número de especímenes disponibles y a su particular morfología, la cual exhibe numerosos caracteres de gran relevancia filogenética. Prueba de esto es la profusa bibliografía publicada acerca de esta especie (e.g. Estes et al., 1970; Bonaparte, 1991; Caldwell y Albino, 2002; Caldwell y Calvo, 2008), la cual se ha visto notablemente incrementada gracias al número de ejemplares descubiertos a partir de las prospecciones realizadas por el Dr. Bonaparte y el Prof. De Ferraris en estratos Cretácicos de las provincias del Neuquén y Río Negro en las décadas de 1980-1990. Hasta principios de 1980 sólo era conocido el material holotipo de dicha especie, el cual fue colectado por el paleontólogo Santiago Roth a fines del siglo XIX. Gracias a estos descubrimientos, y al creciente interés sobre el debate acerca del origen y evolución de las serpientes producto de los hallazgos de serpientes Cretácicas en Medio Oriente, *Dinilysia patagonica* resulta ser uno de los Squamata fósiles más relevantes hallados hasta el momento. Por ello, el objetivo de este capítulo es analizar exhaustivamente los ejemplares conocidos de *Dinilysia*, utilizando todas las herramientas disponibles para conocer en detalle su osteología, lo cual permitirá discutir en profundidad sus afinidades con las serpientes y su implicancia en el origen del grupo.

#### **4.1 Status curatorial del material holotipo, localidades y edad de los ejemplares estudiados**

La especie *D. patagonica* fue nominada y escuetamente descrita en el año 1901 por el paleontólogo inglés Arthur Smith Woodward en base a los materiales colectados por Santiago Roth (1899) en la localidad de Paso del Sapo, provincia del Neuquén. Los datos aportados por Smith Woodward (1901) sobre la procedencia geográfica del holotipo son los siguientes: "*Mr. Roth's discovery of a fossil ophidian in the red sandstones of Neuquén...*". Sin embargo, en dicho trabajo no existen mayores precisiones acerca de la procedencia estratigráfica ni geográfica de dicho material.

En lo que respecta a la composición del material estudiado, Smith Woodward asevera que el holotipo de *D. patagonica* consta de "...the greater part of the skull and mandible, and fragmentary remains of the anterior half of the vertebral column (p. 169)". Además, Smith Woodward cita el material postcaneano en dos ocasiones " behind the skull there are remains of a long series of typical ophidian vertebrae, which do not present any features worthy of special note " (p. 173) en la comparación con la familia Anilidae (= Ilysidae en ese momento) " It differs from the existing genera of the family in [ ] and in the presence of well-developed neural spines on the vertebrae" y por último en la diagnosis de la especie "Vertebrae with low, delicate neural spines" (p. 174). Además, en la lámina 3, este autor figura el cráneo y mandíbula de *D. patagonica* articulado a una pequeña porción de columna vertebral.

Luego de la descripción y nominación de la especie *D. patagonica*, durante 69 años no se realizaron sobre el material tipo ninguna clase de estudio, hasta que en el año 1970 Estes et al. (1970) publican su revisión del cráneo de *D. patagonica*. Este estudio fue realizado gracias a la reпреparación del material holotipo (Museo de La Plata 26-410) realizada en los Estados Unidos. Dicho préstamo fue autorizado por el jefe de la División Paleontología de Vertebrados Dr. Rosendo Pascual, y el material fue llevado a EE UU por el Dr. Mario Teruggi (Estes et al, 1970:26). En dicha extensa contribución, estos autores sólo mencionan sin mayores precisiones la conformación del material tipo " *The unique specimen of D. patagonica consists of an articulated skull, jaws and most of a vertebral column*" (Estes et al, 1970:27).

A posteriori de este trabajo, el paleontólogo Max Hecht (1982) realiza la primera descripción del postcráneo de *D. patagonica*. En dicho trabajo Hecht no aporta ningún tipo de análisis con respecto al origen del material bajo su estudio, incluso no explicita en ese trabajo el numero de colección del mismo, el cual según Hecht es el holotipo de la especie (o sea MLP 26-410). Este autor cita que para la descripción apropiada del espécimen se procedió a la preparación del postcraneo del material tipo (sin más información sobre donde se preparó ni en qué momento). De la reпреparación del postcráneo

Hecht (1982:...) dice "*It is impossible to determine at this moment whether the vertebral column was originally associated as a single column or as separate pieces*". Como producto de la reпреparación, Hecht afirma que se dividió al postcráneo del holotipo en 9 secciones compuestas por diferente número de vértebras cada una. Sin embargo, hace referencia a la conexión que el mismo tenía con el cráneo del material tipo "*Section 1: this is small piece originally attached to the skull, removed in preparation by Estes et al (1970)*". Esta sección mencionada por Hecht se corresponde con la figurada por Smith Woodward (1901: lámina 3).

En el año 1989, Rage y Albino describen y asignan a *D. patagonica* materiales postcraneos pertenecientes a las colecciones del Museo de La Plata (MLP 79-II-27-1 al 17), los cuales constan de 17 bloques compuestos por distinto número de vértebras. Dichos materiales aparecen en la ficha correspondiente de la Colección del MLP como colectados por el Paleontólogo Santiago Roth y no mencionados por ningún autor previo.

Durante la primera fase de esta tesis doctoral, se han examinado con detalle los materiales fósiles existentes de *D. patagonica* en el Museo de La Plata. De este examen minucioso se desprende que actualmente el holotipo de *D. patagonica* (MLP 26-410) carece de material postcraneano, ya que el mismo no se encuentra presente en la División de Paleontología de Vertebrados. Existen varias hipótesis para explicar dicha falta:

- El material postcraneano no fue devuelto luego de la descripción efectuada por el Dr. Hecht
- El material se extravió en las colecciones del MLP
- El material descrito por Rage y Albino (1989) está conformado, en parte, por el postcráneo del ejemplar MLP 26-410

Según el Dr. Rosendo Pascual "antes del préstamo efectuado a Richard Estes el holotipo de *D. patagonica* estaba exhibido en el Museo de La Plata, y el mismo constaba en ese momento de cráneo y postcráneo" (com. pers.). De esta manera se hace evidente que el ejemplar MLP 26-410 fue trasladado a EE UU completo (esto es, con cráneo y postcráneo). La Dra. Adriana Albino pidió en préstamo el ejemplar MLP 26-410 en el año 1986, y

en la boleta de préstamo figura que ese ejemplar consta sólo de material craneano, permitiendo inferir que para esa fecha el postcráneo del holotipo de *D. patagonica* ya carecía de postcráneo. En la misma caja donde se encuentran los ejemplares MLP 79-II-27-2 al 79-II-27-17 (utilizados en el trabajo de Rage y Albino [1989]) se encuentran otros fragmentos de columna vertebral sin numerar, o con numeración del tipo de la presente en el holotipo (MLP 26-410, tipo de numeración previa a la reestructuración que realizara Ángel Cabrera en octubre del año 1925).

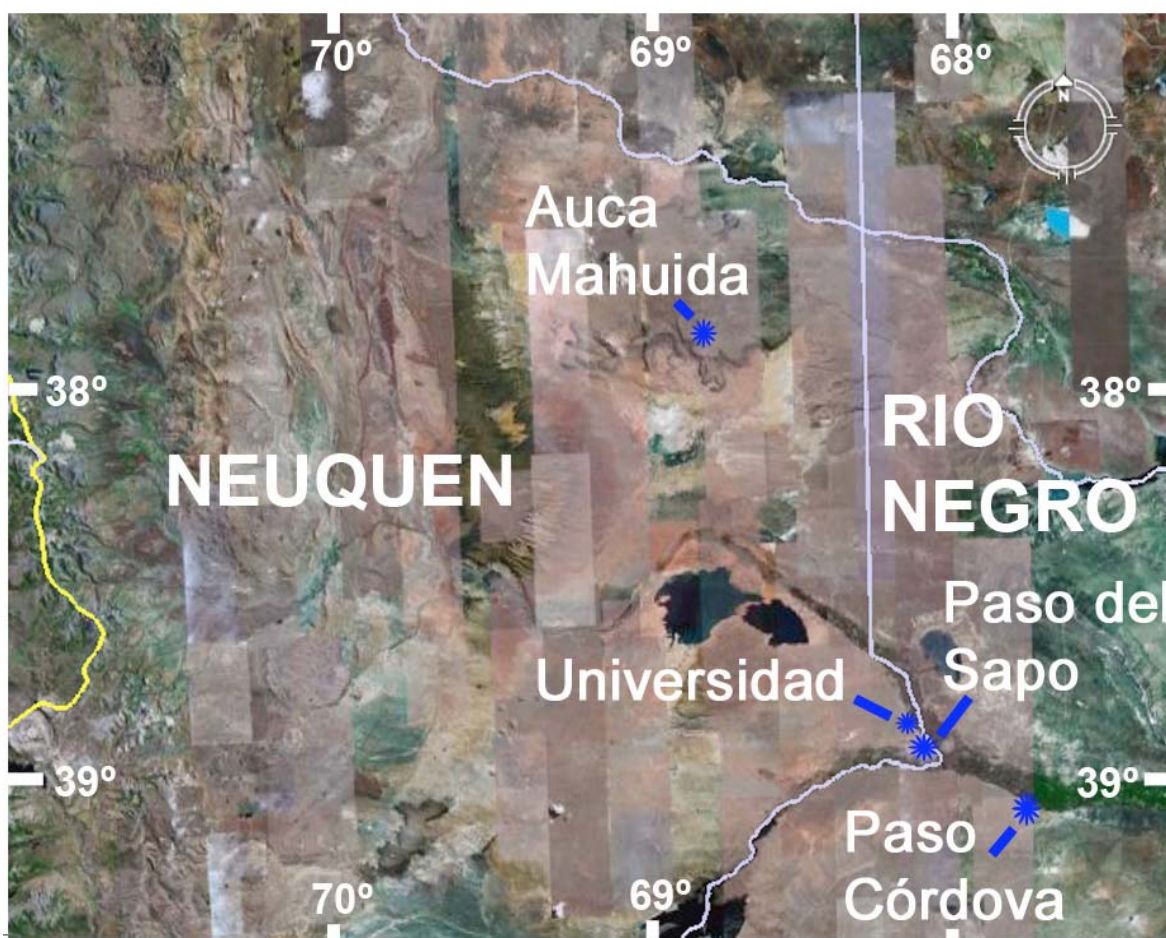
Debido a esta serie de desafortunados sucesos, se desconoce la ubicación exacta del postcráneo del ejemplar MLP 26-410. De esta manera, actualmente el holotipo de *Dinilysia patagonica* carece de material postcraneano, por lo que el ejemplar tipo de la especie se limita al cráneo solamente.

### ***Localidades y edad de los ejemplares estudiados***

Hasta el momento, todos los materiales craneanos referibles a la especie *D. patagonica* han sido exhumado en sedimentos de la Formación Bajo de La Carpa (véase Hugo y Leanza, 2001a,b). Sin embargo, han sido hallados materiales asignados a *Dinilysia* en localidades de la Formación Anacleto (suprayacente a la Fm. Bajo de la Carpa), los cuales constan de vértebras solamente (Albino, 2007; Scanferla y Canale, 2007). En la actualidad se conocen cuatro localidades en el Noroeste Patagónico con afloramientos correspondientes a la Formación Bajo de La Carpa donde se han exhumado materiales referibles a *D. patagonica*:

### ***Boca del sapo***

En la descripción original Smith Woodward explicita lo siguiente con respecto a la procedencia del material de *D. patagonica*: “*Mr. Roth discovery of a fossil Ophidian in the red sandstone of Neuquén*”. De esta manera queda claro que el material holotípico de *D. patagonica* proviene de la actual provincia de Neuquén. El mismo Santiago Roth describe la estratigrafía del área del hallazgo (Roth, 1889), circunscribiéndola a la confluencia de los



**Figura 23. Localidades pertenecientes a la Formación Bajo de la Carpa (Santoniano), portadoras de materiales asignados a *Dinilysia patagonica*, Centro-Oeste, Argentina.**

Ríos Neuquén y Negro. La estratigrafía de la zona del hallazgo es resumida de esta manera: un nivel de areniscas rojas portadoras de grandes huesos de dinosaurios (titanosaurios), por encima un nivel de areniscas grises (donde se hallaron los restos de cocodrilos y ofidios, sin restos de grandes dinosaurios), y otro nivel rojo conformado por arcillas y/o tobas, mediando entre estos últimos un nivel silicificado que en el paisaje genera una cornisa debido a la erosión diferencial. Dicha descripción concuerda perfectamente con la hallada actualmente en la zona de la ciudad de Neuquén y alrededores. El nivel de areniscas grises se ha atribuido a la Fm. Bajo de la carpa, y los niveles superiores compuestos principalmente por arcillas rojizas a la Formación Anacleto (Hugo y Leanza, 2001a).

Posteriormente, en tiempos más recientes a la descripción de Smith Woodward, se ha generado una controversia con respecto a la procedencia



geográfica y estratigráfica del ejemplar MLP 26-410 (ver Estes et al., 1970:27; Rage y Albino, 1989). Por ejemplo Estes et al. (1970) ubican el sitio del hallazgo en los alrededores del Río Neuquén en el territorio de Chubut (actualmente provincia) y citan erróneamente a Feruglio (1949) para dicha precisión. En las fichas de ingreso de la colección del MLP existe como localidad del hallazgo “Boca del sapo” criterio seguido por Rage y Albino (1989) y Caldwell y Albino (2002).

#### *Localidad Playón de la Universidad del Comahue*

Esta localidad fue ampliamente explorada por el profesor De Ferraris, y dada a conocer principalmente por Bonaparte (1991). La misma se encuentra ubicada a unos 200 metros al Este del edificio perteneciente al Rectorado de la Universidad Nacional del Comahue, Ciudad de Neuquén. En dicha localidad, la cual se encuentra obliterada en su totalidad por obras de pavimentación de la UNC, afloraban casi exclusivamente sedimentos de la Formación Bajo de La Carpa. Cabe mencionar que las fascies (o niveles) aflorantes en el playón de la UNC presentaban la particularidad tafonómica de conservar ejemplares muy pequeños y frágiles, incluidos huevos embrionados de aves, aves, etc.

#### *Paso Córdova*

En esta localidad se encuentran afloramientos poco extensos, cubiertos en gran medida por sedimentos suprayacentes de la Formación Anacleto (Cretácico) y Formación Chichinales (Terciario), los cuales han reportado los mejores materiales de la especie *D. patagonica* hasta el momento. Dicha localidad se encuentra al Oeste del Puente de la RP 6 que cruza el Río Negro en cercanías de la ciudad de General Roca. La mayor abundancia de fósiles fue registrada en cercanías del paraje “puesto de Tripailao”. Los fósiles en su mayoría provienen de niveles conformados por areniscas limosas de color rosa pálido, sin estructuras visibles, y que presentan clastos dispersos.

SYSTEM	STAGES (Ma ± 1σ)	STRATIGRAPHIC UNITS	Ma	TETRAPOD ASSEMBLAGES
UPPER CRETACEOUS	MAASTRICHTIAN 65.0 ± 0.1	MALARGÜE GROUP (pars) Jagüel Fm		
	71.3 ± 0.5	Allen Fm		ALLENIAN
	CAMPANIAN 83.5 ± 0.5	Huantraiquican unconformity	79	
	SANTONIAN 85.8 ± 0.5	Rio Colorado Subgroup Anacleto Fm		COLORADOAN
	CONIACIAN 89.0 ± 0.5	Bajo de la Carpa Fm		
	TURONIAN 93.5 ± 0.2	Rio Neuquen Subgroup Plotier Fm		NEUQUENIAN
	CENOMANIAN	Portezuelo Fm		
		Cerro Lisandro Fm		
		Rio Limay Subgroup Huincul Fm		LIMAYAN
		Candeleros Fm		
LOWER CRETACEOUS	98.9 ± 0.6	Main Miranican unconformity	98	
	ALBIAN 112.2 ± 1.0	Lohan Cura Fm		LOHANCURAN
	APTIAN 121.0 ± 1.4	Cullin Grande Mbr Puesto Quiroga Mbr		
	BARREMIAN 127.0 ± 1.6	Middle Miranican unconformity	117	
	HAUTERIVIAN 132.0 ± 1.9	La Amarga Fm		AMARGAN
	VALANGINIAN 136.5 ± 2.2	Piedra Parada Mbr B. de Caichigüe Mbr Puesto Antigüel Mbr		
	BERRIASIAN 141/75	Initial Miranican unconformity Transition zone	128	
	TITHONIAN 144.2 ± 2.6	Agrio Fm		
	KIMMERIDGIAN 146	Catanilican unconformity	134	
		Bajada Colorada Fm		
UPPER JURASSIC		Mendoza Group Picún Leufú Fm		
		Vaca Muerta Fm		
		Oda del Sapo Fm		
		Limay Fm		
		Ortiz Fm		
		Pichi P. Leufú Fm		
		Araucanican unconformity	144	

Figura 24. Estratigrafía de la región Sur de la Cuenca Neuquina (tomado de Leanza et al., 2004).

### Auca Mahuida

A través de exploraciones efectuadas por el Natural History Museum de Los Angeles (EE UU) y el Museo Municipal “Carmen Funes” de la localidad de Plaza Huincul, se han recuperado numerosos y espectaculares nidadas y restos de dinosaurios. Los afloramientos más ricos de la zona de Auca Mahuida, sin embargo, son referidos a la Formación Anacleto (Dingus et al., 2000). Al Este de la mina Auca Mahuida han sido hallados restos referibles a *Dinilysia patagonica*, en sedimentos correspondientes a la Formación Bajo de La Carpa (A. Garrido, com. pers.) Por lo tanto ésta se constituye como una nueva localidad donde han sido hallados restos de *D. patagonica*.

La edad de la Formación Bajo de la Carpa ha sido precisada a través del contenido faunístico y su relación con las unidades infra y suprayacentes, ya que no existen hasta el momento dataciones absolutas de esta unidad sedimentaria. Según Bonaparte (1991) y Hugo y Leanza (2001a)

la Formación Bajo de la Carpa posee una edad Santoniana (aproximadamente 85-83 millones de años).

Caldwell y Calvo (2008: 349) se refieren a los niveles portadores del nuevo ejemplar de *Dinilysia* como pertenecientes a la Formación Río Colorado, más precisamente al miembro Bajo de la carpa. Cabe aclarar que actualmente dicha formación se encuentra elevada a nivel de Subgrupo, subdividiéndose en la Formación Bajo de la carpa y la Formación Anacleto (Leanza, 1999; Leanza y Hugo, 2001). Ambas formaciones son portadoras de restos de *Dinilysia* (ver Bonaparte, 1991; Caldwell y Albino, 2002; Albino, 2007; Scanferla y Canale, 2007), aunque claramente son más abundantes en la Fm. Bajo de la carpa, la cual aflora ampliamente en la localidad de Tripailao, lugar donde Caldwell y Calvo (2008) aseveran haber hallado el ejemplar.

#### **4.2 Redescripción de la anatomía craneana de *Dinilysia patagonica***

Esta descripción anatómica se realizará en base a los especímenes adultos disponibles de *Dinilysia patagonica* existentes en las colecciones del Museo de La Plata (MLP 26-410), Museo Argentino de Ciencias Naturales (MACN-RN 976, 1013, 1014, 1015), Universidad Nacional del Comahue (MUCPv 38), Museo Provincial Carlos Ameghino (MPCA 527), y Museo Carmen Funes (PVPH 517). Lamentablemente, no se pudo revisar el ejemplar MLP 79-II-27-1, ya que la Dra. Dozo (CENPAT) posee el mismo en calidad de préstamo desde hace varios años y no fue posible su devolución hasta el momento.

##### ***Huesos rostrales***

La región rostral de *D. patagonica* constituye la región craneana peor conocida de esta serpiente, debido a que los ejemplares conocidos sólo conservan parte de los nasales, vomer y septomaxilar. Como ejemplo de esta situación se desconoce por completo la morfología del premaxilar, más allá

de las especulaciones realizadas por algunos autores (Estes et al., 1970; Frazzetta, 1970) acerca de la morfología de este hueso.

- *Nasal*

Los nasales se han preservado sólo en los ejemplares MLP 26-410 (holotipo) y MACN-RN 1013, este último sólo reteniendo el nasal derecho. Sin embargo, el ejemplar MACN-RN 1013 permite visualizar la morfología de este hueso en sus rasgos mediales, los cuales se encuentran obliterados en el ejemplar holotipo (MLP 26-410). Como fuera descrito por Estes et al. (1970), los nasales son elementos pares que en conjunto conforman una estructura triangular en vista dorsal (Fig. 25A). Esta particular disposición ocurre gracias al escaso desarrollo lateral de la lámina dorsal en las regiones media y anterior, engrosándose ésta paulatinamente desde la región anterior hacia la región posterior (Fig. 25). Esta condición difiere de la hallada en ofidios actuales como los *Scolecophidia*, los cuales poseen los nasales notablemente expandidos y suturados con los demás huesos craneanos, o anilioideos como *Anilius scytale*, en donde la región anterior de la lámina dorsal del nasal se encuentra expandida transversalmente (cubriendo en gran medida la cápsula nasal). En corte transversal, la lámina dorsal exhibe un fino espesor lateralmente, ensanchándose notablemente hacia la región medial, dando una forma trapezoidal al nasal (en vista transversal). En el ejemplar MACN-RN 1013 se puede observar que el área de contacto entre los nasales se encuentra extendida en toda la longitud del hueso. Sin embargo, no existen indicios de la formación de una lámina vertical (medial) (Fig. 25B; contra Estes et al., 1970). Esta condición plesiomórfica recuerda, entre las serpientes vivientes, a la presente en los *Scolecophidia*. Como fuera también mencionado por Estes et al. (1970), el tercio posterior de la lámina dorsal del nasal se solapa con una proyección anterior (anteriormente amplia) del frontal. Este "escalón" que forma esta proyección anterior es homólogo de la cresta transversal del frontal presente en *Alethinophidia*. Sin embargo, en el ejemplar MACN-RN 1013 es posible

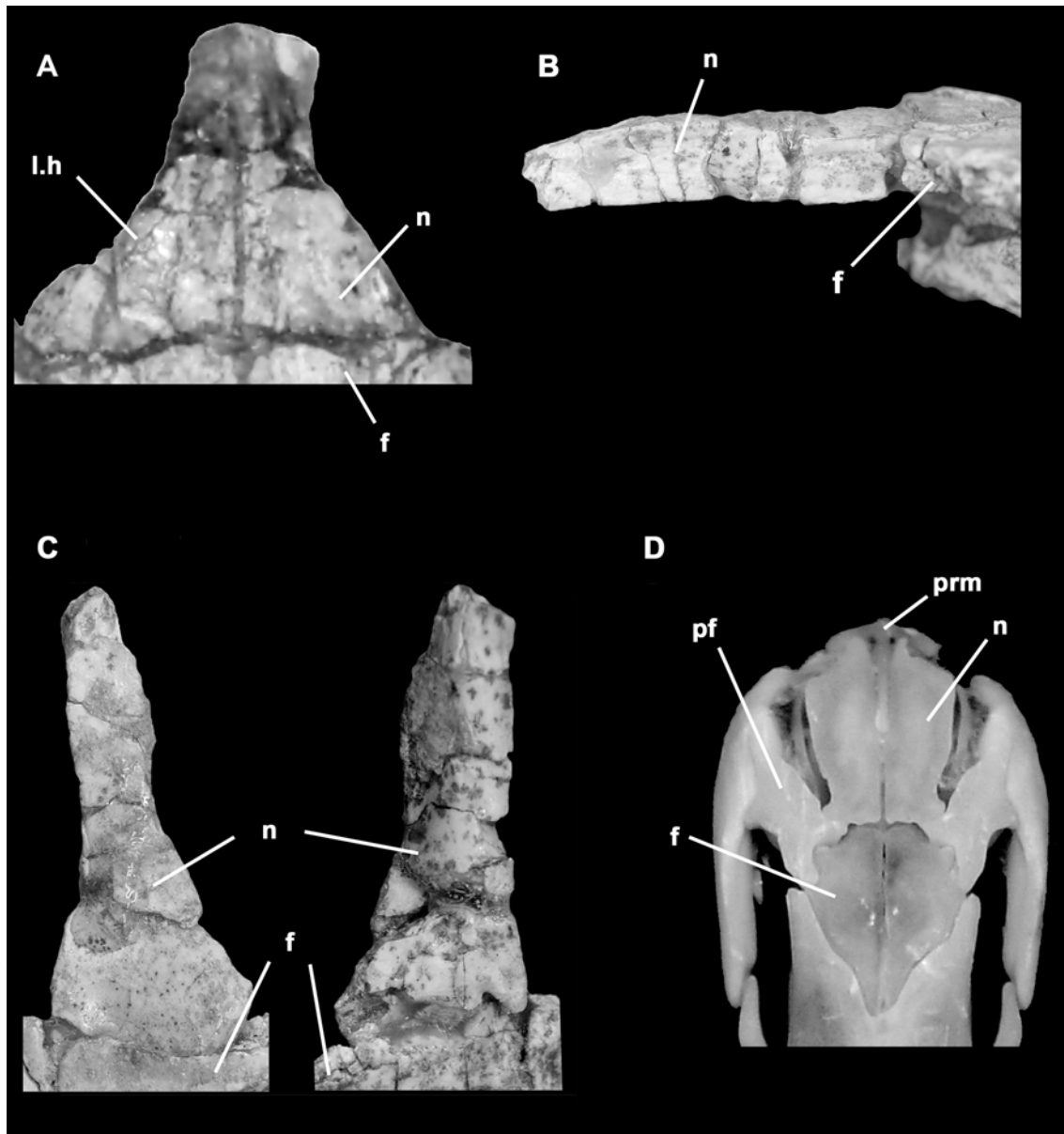
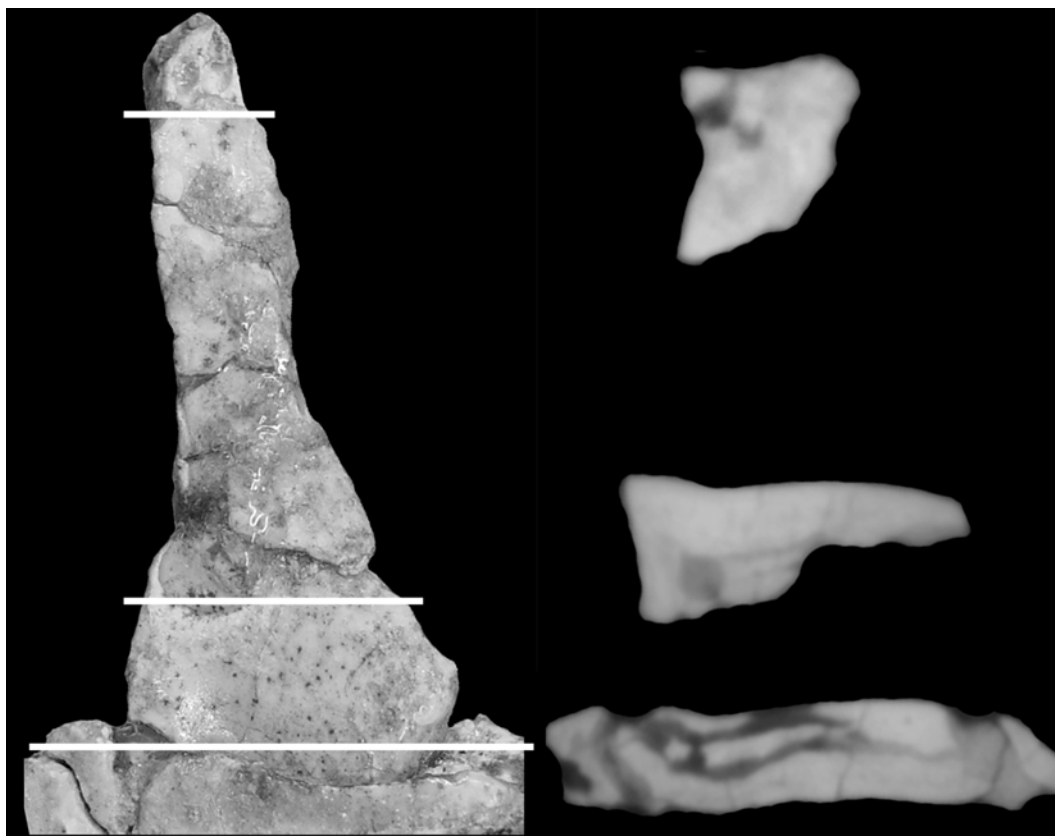


Figura 25. *Dinilysia patagonica*. A, vista dorsal de la región nasal del ejemplar MLP 26-410 (holotipo); B, vista medial del nasal derecho del ejemplar MACN-RN 1013; C, vista dorsal y ventral del nasal derecho del ejemplar MACN-RN 1013; D, vista dorsal de la región anterior del cráneo de *Anilius scytale* (MACN 8817). f, frontal, l.h, lámina horizontal, n, nasal, pf, prefrontal, prm, premaxilar.

observar que el frontal genera una proyección anterior cubriendo en parte al borde posterior del nasal. De esta manera el nasal se contacta con el frontal a través de su borde posterior contactando un "surco" formado por la región anterior del frontal. La faceta de contacto del nasal derecho con el "escalón" del frontal puede observarse en vista ventral en el ejemplar MACN-RN 1013, ya que se encuentra expuesta debido a la falta de la región anterior del frontal. La lámina dorsal del nasal articula con el frontal a través de un

amplio contacto transversal entre el borde posterior del nasal y todo el borde anterodorsal del frontal. La esquina posteromedial del nasal y la esquina anteromedial del frontal, los cuales representan el área de contacto con mayor desarrollo entre los dos huesos, forman un notable contacto



**Figura 26.** *Dinilysia patagonica* (MACN-RN 1013), cortes transversales del nasal derecho

interdigitado. Este tipo de contacto en esta región, en conjunto con el solapamiento entre la cresta frontal transversal del nasal y el hueso frontal, podría haber permitido movimientos dorsoventrales del complejo nasal (ver Cap. 7).

- *Septomaxilar y vomer*

Estos huesos sólo se han conservado en el ejemplar holotipo (MLP 26-410) y de manera deficiente, encontrándose dicha zona cubierta en parte por matriz y en parte por pegamento. En vista de estas dificultades, Estes et al. (1970) procuraron describir ambos huesos y sus contactos, excepto las regiones más anterior y más posterior, dejando pendientes ciertas relaciones

de contacto entre los huesos rostrales. El fragmento óseo más anterior que contacta con la superficie medial del extremo posterior de los nasales fue interpretada por Estes et al. (1970) como un fragmento anterior del vomer. Sin embargo, la exacta conexión entre este fragmento y los vomeres se encuentra obliterada en gran medida por la presencia de pegamento utilizado para unir estas partes. Otro punto no esclarecido de la anatomía de esta región es el contacto entre el palatino y el vomer, el cual se encuentra tapado por matriz y pegamento. Para clarificar este aspecto fue llevada a cabo una reparación de esta zona (llevada a cabo con especial pericia por el jefe de técnicos del MLP, Juan José Moly), siendo revelados nuevos detalles anatómicos. De esta manera puede ser concluido que el proceso medial (vomerino) del palatino se interdigita extensamente con el vomer (Fig. 27A-B), conformando una continuidad entre estos elementos, recordando de manera notable el tipo de contacto existente en saurios. Como fuera descrito por Estes et al. (1970), los vomeres se extienden posteriormente como un par de procesos esbeltos y alargados que articulan con el palatino, contactándose con este hueso en la cara medial y lateral del proceso coanal (vomerino) del palatino. Otro proceso del vomer que se encuentra posteriormente dirigido puede ser identificado lateralmente a la superficie lateral del proceso medial (vomerino) del palatino con el cual este articula. Ambos procesos posteriores del vomer envuelven el proceso coanal (vomerino) del palatino, como queda demostrado por la carena anteroposteriormente orientada y centralmente dirigida preservada en la superficie ventral del proceso coanal (vomerino) del palatino izquierdo (MLP 26-410). Esta carena es visible sólo debido a que el proceso posterolateral del vomer no se ha preservado, y el proceso coanal (vomerino) del palatino izquierdo se encuentra levemente dislocado centralmente de su posición original. Aunque la preservación no es muy buena, el proceso medial (vomerino) del palatino derecho y el proceso posterolateral del vomer han mantenido su contacto articular original. Este tipo de contacto resulta

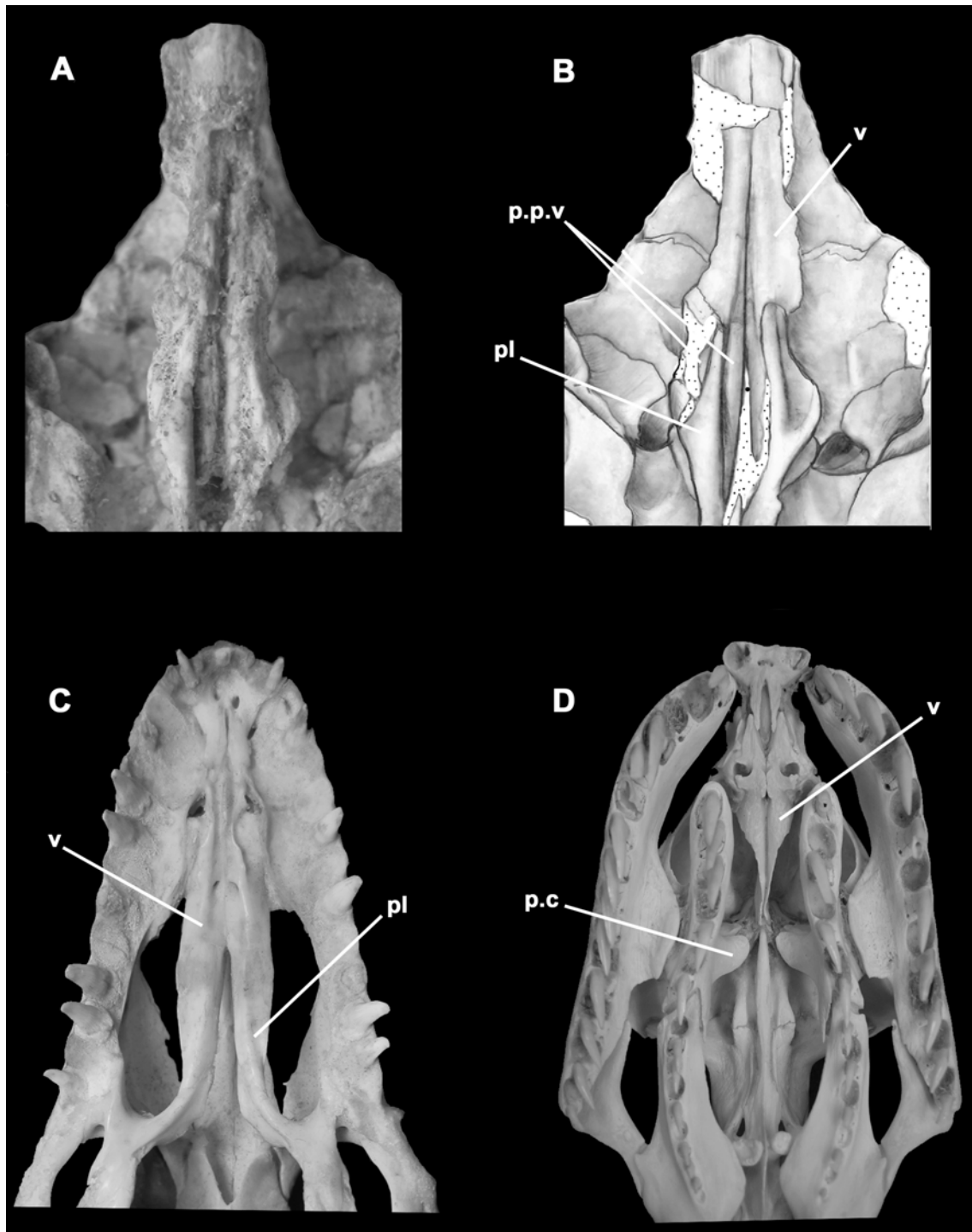


Figura 27. Vista ventral de la región craneana anterior. A, B, *Dinilysia patagonica* (MLP 26-410); C, *Varanus niloticus* (MLP R 5209); D, *Python molurus* (MACN 39026). n, nasal, p.c proceso coanal (vomero) del palatino, p.p.v, procesos posterior lateral y medial del vomer.

similar al presente en escamados no serpentiformes (Fig. 27C), en los cuales existe un importante contacto entre los elementos de la barra pterigopalatina.



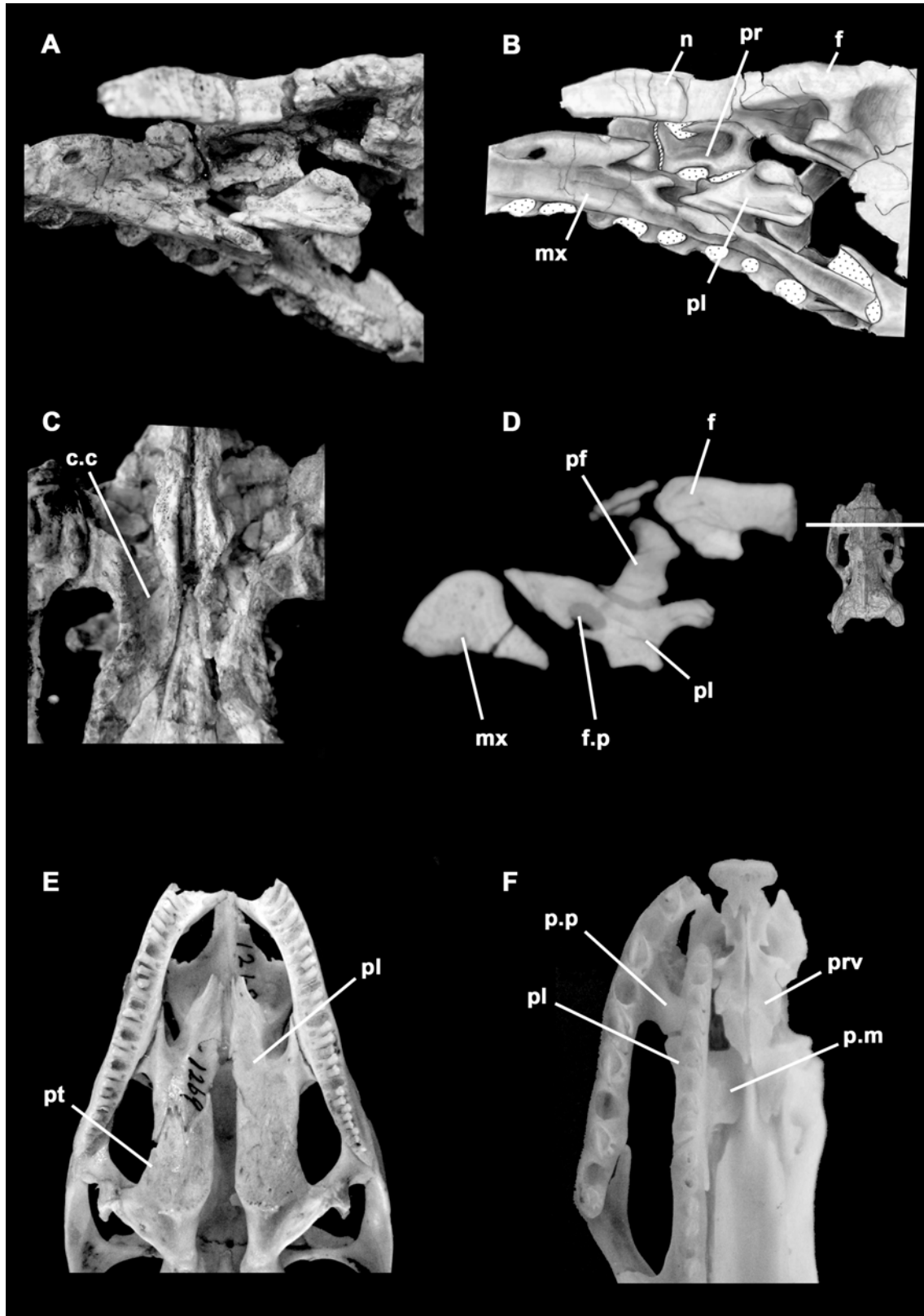
## Arcada palato-maxilar

- *Palatino*

Al igual que en el ejemplar holotipo, el único palatino preservado en el ejemplar MACN-RN 1013 (derecho) carece de proceso dentífero anterior, además de la presencia de un marcado canal coanal (conformado en gran medida por el proceso medial (vomero) del palatino). El proceso pterigoideo del palatino no se ha preservado en este espécimen, pero fue descrito por Estes et al. (1970) en base al ejemplar holotipo (MLP 26-410). El proceso maxilar del palatino se encuentra bien preservado y retiene su contacto con el maxilar (Fig. 28A-C). La superficie anterolateral del proceso maxilar del palatino se encuentra dividida en una superficie ventral y otra dorsal, ambas dorsoventralmente aplanadas, que contactan separadamente la superficie medial y la superficie mediodorsal del maxilar respectivamente. La más ventral de estas superficies, anterolateralmente dirigida, se corresponde con el extremo anterolateral del proceso maxilar del palatino; ésta articula con la superficie dorsal del proceso medial (palatino) del maxilar y encaja dentro de una muesca perfectamente delimitada que se encuentra en la superficie medial del maxilar al nivel del extremo posterior del proceso ascendente del maxilar (Fig. 28A). La segunda superficie articular, de posición más dorsal, asciende desde la superficie anterodorsal del proceso maxilar del palatino hasta articular con el margen posterodorsal del proceso ascendente del maxilar y con la superficie mediodorsal de este hueso, justo por debajo del borde anterior de la órbita. Este tipo complejo de articulación interdigitada entre el maxilar y el palatino es única dentro de las serpientes y recuerda en gran medida la condición presente en saurios, donde el proceso maxilar del palatino es trirrariado.

- *Prefrontal y maxilar*

El prefrontal en *D. patagonica* se encuentra posicionado lateralmente al frontal, con el cual se articula mediodorsalmente. En vista dorsal, el



**Figura 28. Palatino.** A, B, vista ventromedial del ejemplar MACN-RN 1013; C, vista ventral del paladar del ejemplar MLP 26-410; D, corte transversal del ejemplar MACN-RN 1013; E, vista ventral del cráneo de *Iguana iguana* (AMNH 1269); F, vista ventral anterior del cráneo de *Cylindrophis ruffus* (AMNH 85647). c.c, canal coanal, f, frontal, f.p, foramen palatino, mx, maxilar, n, nasal, pl, palatino, p.m,

**proceso medial (vomerino) del palatino, p.p, proceso palatino del maxilar, pr, prefrontal, prv, vomer, pt, pterigoides.**

prefrontal exhibe un proceso en forma de lengüeta que es recibido por una muesca que se encuentra en la porción anterolateral de la superficie dorsal del hueso frontal (Fig. 29D). Como fuera descrito por Estes et al. (1970), el prefrontal posee una leve muesca dorsomedial que recibe la proyección lateral del borde anterior del frontal. En posición anterior al proceso dorsal en forma de lengüeta se encuentra un proceso del frontal dirigido lateralmente y que contacta el borde anterior del proceso en forma de lengüeta del prefrontal. Este proceso del frontal es homólogo a la cresta preorbitaria del frontal presente en los Alethinophidia, ya que ambas estructuras presentan la misma posición topológica, recibiendo el borde posterodorsal del prefrontal el cual articula con la superficie lateral del hueso frontal. De esta manera, *D. patagonica* retiene la condición plesiomórfica presente en saurios, donde el prefrontal sólo contacta el borde lateral del frontal. De manera similar, los Scolecophidia también retienen el contacto frontal-prefrontal netamente lateral, incluso en los Anomalepididae, los cuales poseen un prefrontal derivado (Haas, 1964; List, 1966; Rieppel et al., 2009). En todos los Alethinophidia actuales, el contacto entre el prefrontal y la cresta preorbitaria del frontal se efectúa en la región ánteromedial del frontal, correspondiéndose con el borde posterior de la lámina dorsal del prefrontal. Esta lámina dorsal del prefrontal se encuentra ausente en *D. patagonica*, donde el mayor área de contacto (dorsalmente) entre prefrontal y frontal se encuentra situada posteriormente a la cresta preorbitaria del frontal. En los Alethinophidia el borde articular del prefrontal localizado posteriormente a la cresta preorbital del frontal se reduce drásticamente, mientras que el contacto articular anterior se expande como resultado de la presencia de una lámina anterior del prefrontal bien desarrollada (ausente en *D. patagonica*). Dentro de los Alethinophidia, sólo los anilioideos (e.g. Anilius, uropéltidos) retienen una condición intermedia, donde el contacto dorsal entre el prefrontal y el frontal posterior a la cresta preorbitaria está todavía desarrollado, mientras que la lámina dorsal del prefrontal se encuentra poco desarrollada medialmente y

no contribuye más que con la mitad de la longitud del contacto entre prefrontal y frontal. En serpientes Macrostromata, el área de contacto posterior a la cresta preorbitaria del frontal se restringe a la protuberancia articular (Frazzetta, 1966) en el vértice posterolateral del prefrontal, mientras que la lámina dorsal se encuentra dorsomedialmente expandida, generando la mayoría del contacto entre prefrontal y frontal. En los Alethinophidia actuales, el contacto entre frontal y prefrontal se mantiene en una posición transversal (un poco más oblicua en anilioideos), contactando el prefrontal el borde anterodorsal del frontal más que el borde laterodorsal. Además, la cresta preorbital del frontal cambia hacia una posición más anteromedial, estando cubierta por la lámina dorsal del prefrontal. Este cambio de posición del prefrontal y de la cresta preorbitaria del frontal es fácilmente entendida como una especialización relacionada con la adquisición de movimientos prokinéticos (Frazzetta, 1966).

Estes et al. (1970: 41) describieron el escalón ventrolateral del prefrontal como "the flattened horizontal surface that comes into contact with the palatine and maxilla". Al igual que en *Python*, el escalón ventrolateral del prefrontal de *D. patagonica* envía un proceso algo dorsalmente curvo y medialmente dirigido que contribuye con la superficie lateral del canal coanal (Caldwell y Albino, 2002). Este pequeño proceso se encuentra localizado medialmente a la apertura del ducto lacrimal, el cual se encuentra limitado dorsalmente por el escalón ventrolateral del prefrontal, lateralmente por el maxilar, y medialmente por el palatino. Como describieran Estes et al. (1970) y Caldwell y Albino (2002), el proceso en forma de pié medial y lateral del prefrontal reposan en la superficie dorsal del proceso lateral (maxilar) del palatino. Estos autores identificaron un gran foramen medial y un pequeño foramen lateral que llamaron foramen lacrimal. Sin embargo, tanto el holotipo de *D. patagonica* como el ejemplar MACN-RN 1013 (ambos materiales que permiten ver esta región craneana) retienen un solo foramen que puede ser homologado con el foramen lacrimal de las serpientes actuales. El proceso en forma de pié lateral articula posteriormente con el palatino y el maxilar en un estrecho

contacto dirigido anteroposteriormente, y anteriormente con el maxilar donde éste se acomoda en una depresión formada en las superficies dorsal y mediodorsal del maxilar y que conforma una articulación levemente interdigitada. En contraste, el proceso en forma de pié medial se proyecta dorsoventralmente, expandiéndose ventralmente para conformar una superficie aplanada que articula con la superficie dorsal del palatino. Desde el vértice ventrolateral del proceso en forma de pié medial se proyecta un pequeño proceso que encierra parcialmente el ducto lacrimal ventralmente. La condición de ambos procesos en forma de pié del prefrontal recuerda más la condición presente en anilioideos y distinta de la presente en booideos, donde el proceso en forma de pié lateral se encuentra más desarrollado lateromedialmente y con una superficie articular que se extiende desde la superficie dorsomedial (interior) hasta la superficie dorsolateral (externa) del maxilar (Fig. 29E). La presencia de ambos procesos en forma de pié es típica de serpientes aletinofidias, mientras que su contacto con la superficie dorsal del palatino representa una potencial autapomorfía de *D. patagonica*. Los maxilares del ejemplar MACN-RN 1013 se han preservado de manera satisfactoria, exhibiendo información adicional que no puede ser observada en el ejemplar tipo. El maxilar derecho se encuentra completo muestra 14 alvéolos (Fig. 29B). Aunque no se han preservado dientes anquilosados al maxilar, se puede concluir que el tipo de implantación es del tipo Alethinophidia en el sentido de Zaher y Rieppel (1999), demostrado por la morfología de los alvéolos y el hueso de fijación preservado. La mayoría de los alvéolos se encuentran medialmente expandidos como en los anilioideos (Fig. 29C). La mitad proximal de un gran diente se preservó en la porción anterior del maxilar derecho y un pequeño diente de reemplazo se encuentra ubicado transversalmente sobre el último alvéolo. Ambos dientes tienen

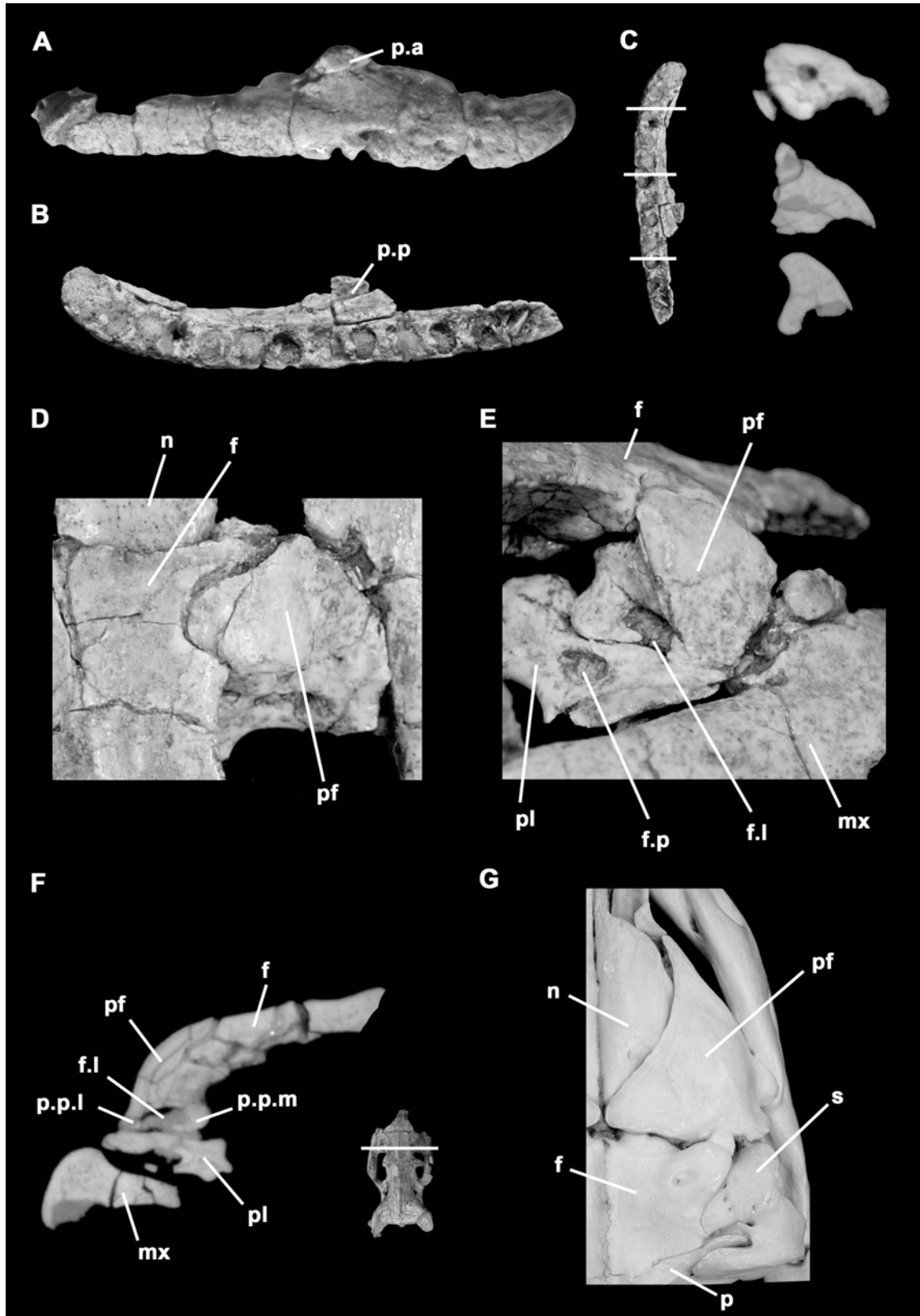


Figura 29. Maxilar derecho de *D. patagonica* (MACN-RN 1013). A, vista lateral; B, vista ventral; C, cortes transversales; D, prefrontal derecho (vista dorsal) de *D. patagonica* (MACN-RN 1013); E, vista lateroposterior del mismo ejemplar; F, corte transversal del mismo ejemplar; G, vista dorsal del cráneo de *Python molurus* (MACN 39026). f, frontal, f.l, foramen lacrimale, f.p, foramen palatino, mx, maxilar, n, nasal, p, parietal, p.a, proceso ascendente, pf, prefrontal, pl, palatino, p.p,

**proceso palatino, p.p.l, proceso en forma de pié lateral, p.p.m, proceso en forma de pié medial.**

forma de aguja con una base expandida. La base del diente más grande conservado posee la superficie del esmalte lisa, externamente e internamente. La porción más anterior del maxilar derecho se encuentra nítidamente curvada medialmente, recordando la condición presente en anilioideos y diferenciándose así de los Macrostromata, donde el extremo anterior del maxilar se encuentra levemente curvado medialmente. Por lo tanto, debería asumirse que el maxilar de *D. patagonica* se encontraba muy cerca o contactaba al premaxilar, como ocurre en *Cylindrophis* y *Anilius*, pero sin formar un contacto recto como en uropeltidos (Rieppel and Zaher, 2002). La región media del cuarto anterior del maxilar presenta una superficie cóncava inclinada que conforma un escalón medial horizontal. Justo por detrás de este escalón, el maxilar se ensancha lateromedialmente y dorsalmente para formar el distintivo proceso ascendente, el cual posee un borde dorsal levemente convexo. La superficie dorsomedial de extremo anterior del proceso ascendente posee un foramen medial de importantes dimensiones. El proceso ascendente es comparable al presente en anilioideos, *Wonambi* (Scanlon, 2005) y *Yurlunggur* (Scanlon, 2006). Sin embargo, éste se diferencia por su longitud, siendo más desarrollado anteroposteriormente. También se diferencia de la condición presente en anilioideos en carecer del pequeño proceso dorsalmente dirigido presente en la superficie dorsal del proceso ascendente. El proceso en forma de pié lateral del prefrontal contacta la mitad posterior del proceso ascendente, formando un firme contacto sutural con la superficie dorsomedial de naturaleza rugosa. Al nivel del vértice anterior del proceso ascendente éste proyecta una pequeña cresta bordeada dorsolateralmente y ventromedialmente por dos escotaduras poco profundas, las cuales sirven de anclaje al proceso en forma de pié lateral del prefrontal; de esta manera se genera un contacto interdigitado entre el maxilar y el prefrontal (Fig. 29E). Posteromedialmente a este contacto, el maxilar exhibe una tercera escotadura delimitada dorsalmente por una segunda cresta dirigida posteromedialmente, y ventralmente por el proceso medial (palatino) del

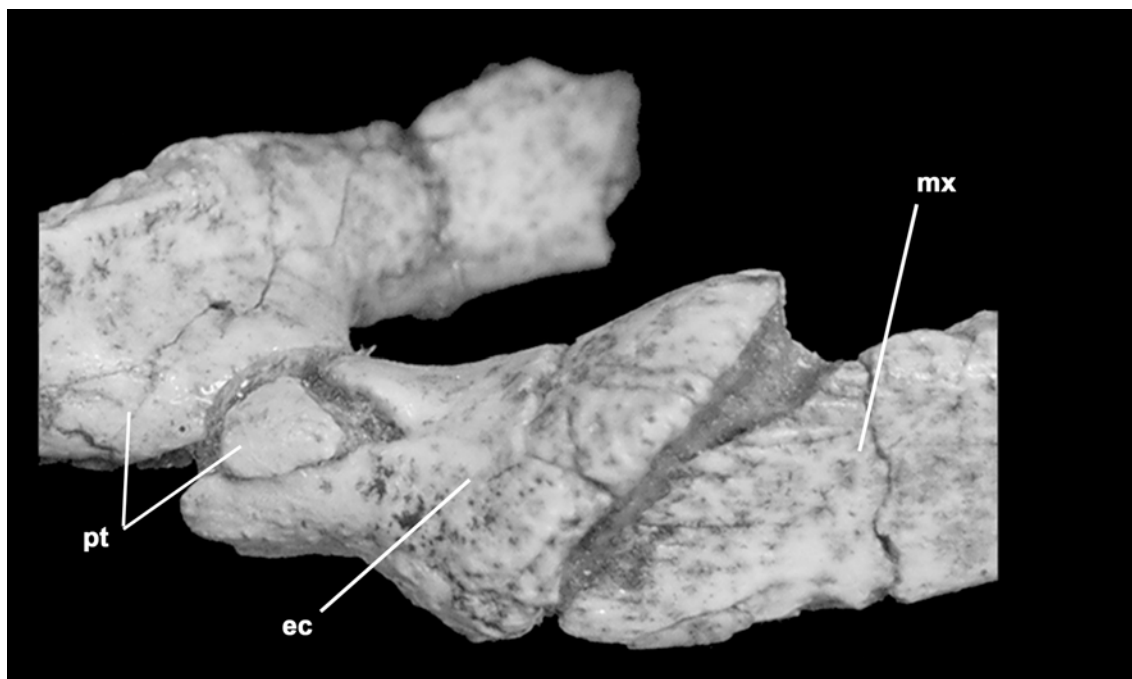
maxilar. Esta escotadura más posteromedial del maxilar recibe la región ventral del proceso lateral (maxilar) del palatino (ver arriba). Ambos maxilares del ejemplar MACN-RN 1013 como así también el maxilar derecho del holotipo (MLP 26-410) carecen del canal para el nervio alveolar superior, el cual debería haber estado alojado en una escotadura somera. Sin embargo, no puede observarse claramente esta estructura. Justo por detrás del contacto con el prefrontal, la mitad posterior del maxilar se estrecha suavemente en un extremo romo; su superficie mediodorsal se encuentra excavada por una amplia concavidad que recibe el pié del postorbital (Caldwell y Albino, 2002).

- *Ectopterigoides*

El ectopterigoides en *D. patagonica* es un hueso corto y robusto, levemente constreñido en la región media y claramente amplio al nivel del contacto con el maxilar (Fig. 30). Este articula con el maxilar *via* un proceso lateralmente expandido que articula principalmente con la superficie posterodorsal del extremo posterior romo del maxilar. La presencia de una característica escotadura dirigida anteroposteriormente en la superficie medial del extremo posterior del maxilar (observable en el ejemplar MACN-RN 1013 y en el holotipo) sugiere que el proceso lateral del ectopterigoides además poseía un proceso agudo dirigido anteriormente, de manera similar a la condición presente en anilioideos. Un proceso medial con estas características se encuentra presente también en saurios, pero se encuentra ausente en serpientes Macrostromata donde el ectopterigoides articula mayoritariamente con la superficie dorsal del maxilar. Posteromedialmente, el ectopterigoides articula con el proceso lateral (ectopterigoideo) del pterigoides, el cual forma una distintiva proyección que recibe al ectopterigoides mayormente en su superficie anteroventral. En esta región el ectopterigoides se encuentra profundamente escotado, ya que el proceso lateral (ectopterigoideo) del pterigoides posee una conformación triangular, al menos dorsalmente. Esta disposición difiere de la presente en todas las



serpientes actuales, donde el ectopterigoides articula con la superficie dorsal del proceso lateral (ectopterigoideo) del pterigoides.



**Figura 30.** Vista anterolateral del ectopterigoides derecho de *D. patagonica* (MACN-RN 1013). ec, hueso ectopterigoides, m, hueso maxilar, pt, hueso pterigoides.

- *Pterigoides*

El pterigoides posee dos procesos dirigidos anteriormente, uno dorsolateral y otro ventromedial, los cuales envuelven el proceso pterigoideo (posterior) del palatino (Fig. 31). Dentro de las serpientes actuales, *Cylindrophis* exhibe la condición más similar respecto de *D. patagonica*, con un proceso dorsolateral virtualmente en la misma posición topográfica y un proceso ventromedial reducido. Dentro de los Alethinophidia, ambos procesos se encuentran reducidos. Parte de la hilera dentaria pterigoidea se ha conservado en el ejemplar MACN-RN 1013, mostrando cuatro pequeños alvéolos con el último al nivel de la articulación basipterigoidea. El proceso lateral (ectopterigoideo) se encuentra localizado un poco más anteriormente al nivel de la articulación entre el proceso basipterigoideo y el pterigoides, conformando una proyección bien definida y netamente proyectada lateralmente, al igual que en saurios, anilioideos y *Yurlunggur* (Scanlon, 2006). Justo posteromedialmente al proceso lateral (ectopterigoideo) en su

superficie dorsomedial, el pterigoides recibe al proceso basipterigoideo en una estructura algo oval y cóncava. La presencia de una muesca para la articulación con el proceso basipterigoideo es una condición plesiomórfica de *D. patagonica*, perdida en todas las serpientes actuales. En estas últimas, cuando está presente, el proceso basipterigoideo siempre articula con la superficie dorsomedial del pterigoides.

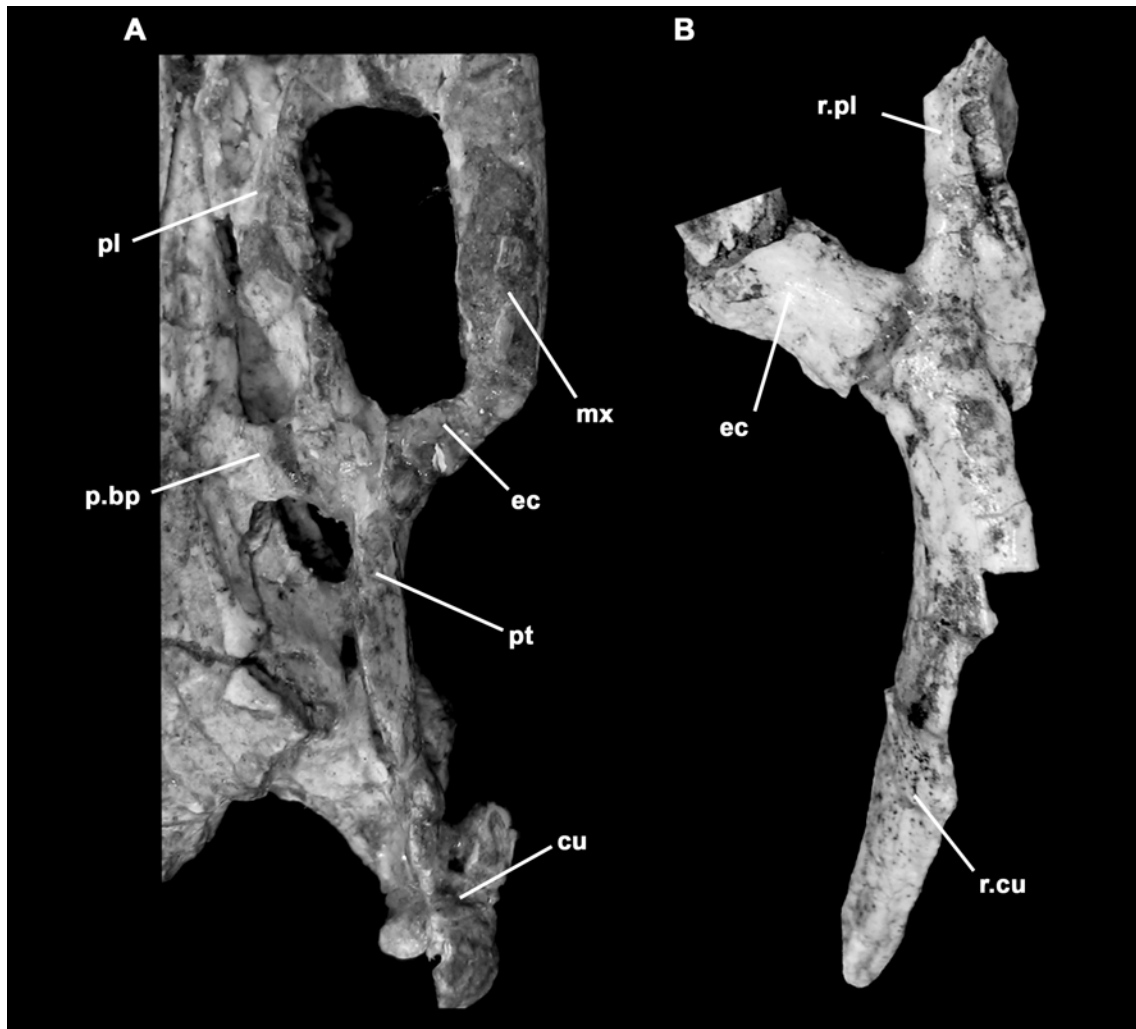


Figura 31. Pterigoides. A, vista ventral del arco pterigo-palatino izquierdo de *D. patagonica* (MLP 26-410); B, vista ventral del pterigoides derecho del ejemplar MACN-RN 1013. cu, cuadrado, ec, ectopterigoides, mx, maxilar, p.bp, proceso basipterigoideo, pl, palatino, pt, pterigoides, r.cu, rama cuadrada, r.pl, rama palatina.

### **Neurocráneo**

- Frontal

El frontal de *D. patagonica* ha sido exhaustivamente descrito por Estes et al. (1970), poseyendo el holotipo (MLP 26-410) la mejor

preservación de este hueso. El frontal preservado en el ejemplar MACN-RN 1013, MACN-RN 1014 y MACN-N 26 confirman en gran medida los detalles anatómicos observados por Estes et al. (1970). Al igual que en saurios y escolecofidios, *D. patagonica* carece de pilares frontales mediales (Fig. 32B). En Scolecophidia (principalmente en *Typhlops*) los frontales no se contactan en la línea media, cerrando el neurocráneo sólo en la región posterior mediante la articulación con el rostrum del paraesfenoides que ocurre en la región medioposterior de los frontales (Fig. 32C). Así, el basicráneo queda abierto en la región ventroanterior. En *D. patagonica* el rostrum paraefenoidal es más largo anteriormente que en los Scolecophidia, por lo que entra en contacto con los frontales en mayor longitud que en Scolecophidia; sin embargo, los frontales carecen de contacto ventral en la región más anterior (observable en el ejemplar MACN-N 26 y en MLP 26-410) compartiendo esta característica plesiomórfica con los Scolecophidia. Esta condición contrasta con la presente en Alethinophidia, donde existe un contacto ventral de la región más anterior de los frontales, cerrando completamente la cavidad basicraneana.

El foramen óptico de *Dinilysia* se conforma a partir de las contribuciones del para-basiesfenoides (ventralmente), el frontal (anteriormente), y el parietal (dorsal y posteriormente) (Fig. 32E). Esta condición contrasta con la presente en serpientes actuales, en las cuales el para-basiesfenoides que da excluído del foramen óptico.

Caldwell y Albino (2002) describieron la condición mejor preservada del "postfrontal" y postorbital del ejemplar MACN-RN 1013. Aunque estos autores identificaron el elemento más posterior como el hueso postorbitario, sugirieron que este elemento podría corresponderse con el yugal "topological relation suggests a closer fit with the jugal of non-snake squamates, not the postorbital" (Caldwell y Albino, 2002: 864). Sin embargo, aunque el postorbitario de numerosos Macrostromata entra en contacto con la superficie dorsal del maxilar de manera idéntica a la condición presente en *D. patagonica*, el yugal de los saurios nunca contacta o articula con el

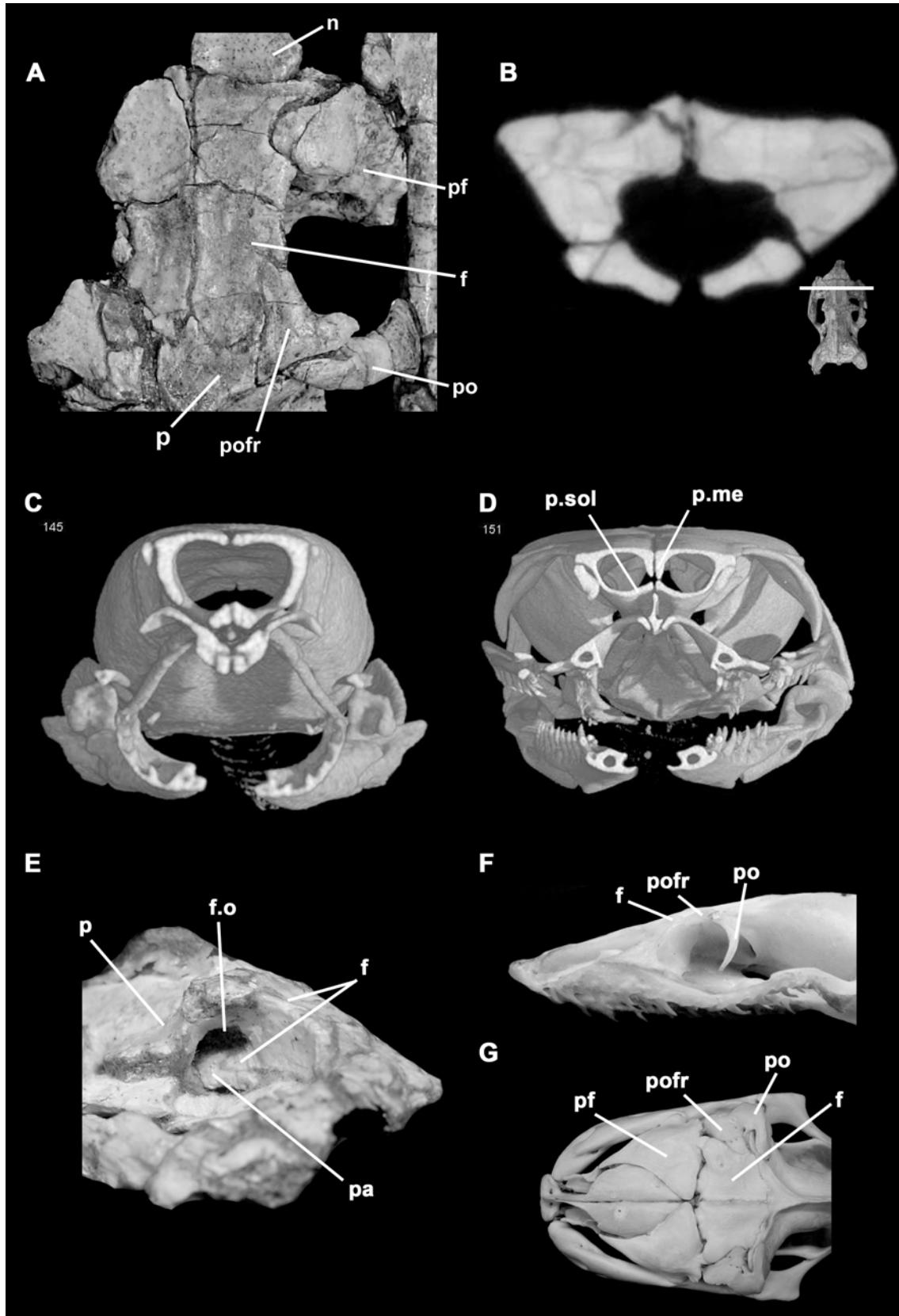


Figura 32. Frontal. A, vista dorsal de la región frontal de *D. patagonica* (MACN-RN 1013); B, corte transversal del hueso frontal del mismo ejemplar; C, corte transversal del cráneo de *Casarea dussumieri*; D, Corte transversal del cráneo de *Leptotyphlops dulcis*; E, vista anterolateral de la región orbitaria derecha de *D. patagonica* (MACN-N 26); F, vista lateral del cráneo de *Loxocemus bicolor* (AMNH

110151); vista dorsal del cráneo de *Python molurus* (MACN 39026). f, frontal, f.o, foramen óptico, n, nasal, p, parietal, pa, rostrum del paraesfenoides, pf, prefrontal, po, postorbitario, pofr, postfrontal, p.me, pilar medial, p.sol, proceso subolfatorio.

parietal como lo hace este hueso en *D. patagonica* y las serpientes actuales. Así, los elementos posterodorsales a la órbita en *D. patagonica* resultan conflictivos a la hora de determinar su identidad. Sin embargo, se considera más plausible la identificación realizada por Estes et al. (1970), los cuales consideran a estos elementos homólogos al postfrontal y el postorbital presentes en Squamata no ofidianos, respectivamente.

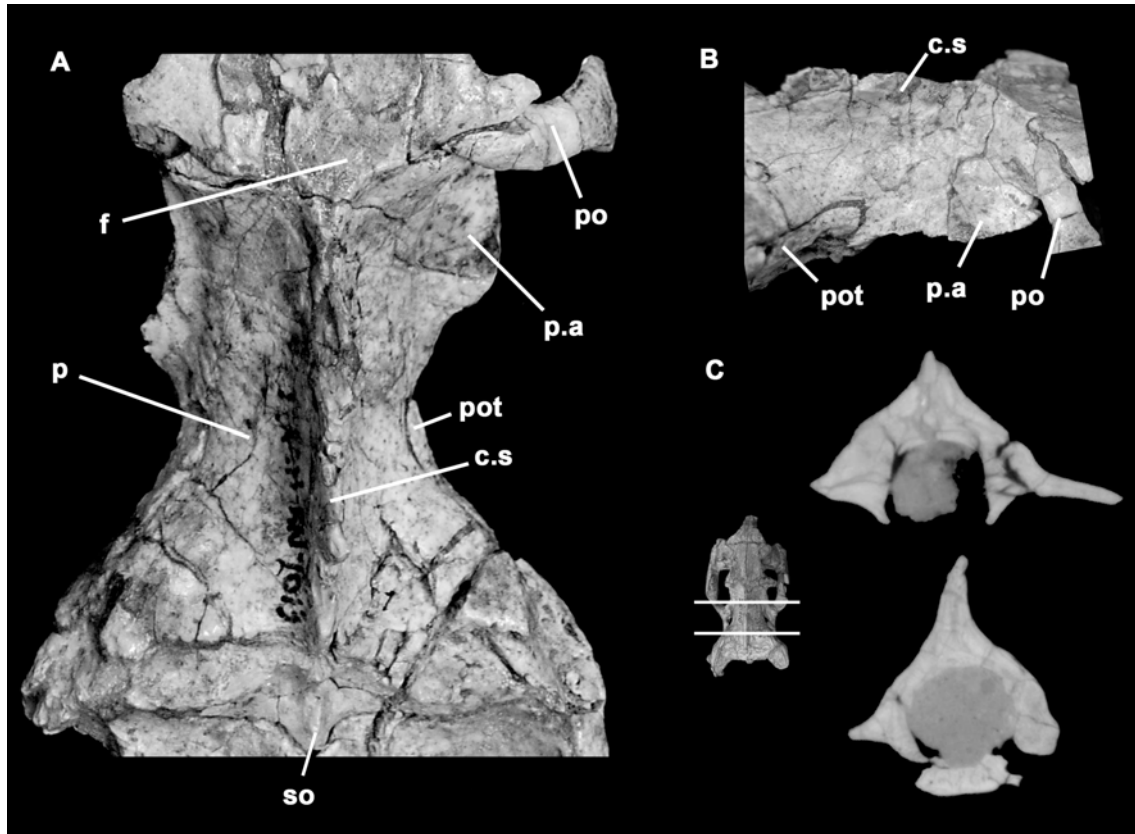
- *Parietal*

En todos los ejemplares examinados, el parietal exhibe en su región anterior una conspicua proyección lateral bien distintiva (Fig. 33A) que posee su superficie ventral levemente cóncava ("parietal shelf" de Estes et al. [1970]). Esta estructura se encuentra también en los madtsoideos australianos *Wonambi* (Scanlon, 2005) y *Yurlunggur* (Scanlon, 2006). Adicionalmente, aunque menos conspicuo, *Cylindrophis* presenta una proyección similar cercana al borde anteroventral del foramen trigémino (V). El espécimen MACN-RN 1013 es el único ejemplar de *D. patagonica* que posee la cresta sagital conservada casi en su totalidad (Fig. 33A). Esta se proyecta dorsalmente más allá de la superficie dorsal de la tabla fronto-parietal, desde el nivel de los postorbitarios hasta el extremo posterior del parietal. Aunque parte del borde dorsal de la cresta sagital se encuentra incompleto, es posible hipotetizar que esta cresta parece aumentar sus dimensiones posteriormente, siendo más corta anteriormente y más alta posteriormente (Fig. 33C). Si se tiene en cuenta las proporciones craneanas, *D. patagonica* posee una de las crestas sagitales más desarrollada dentro del clado Serpentes.

- *Para-basiesfenoides*

Aparte de que los procesos basipterigoideos resultan muy similares a los presentes en saurios (Estes et al., 1970), la superficie ventral del

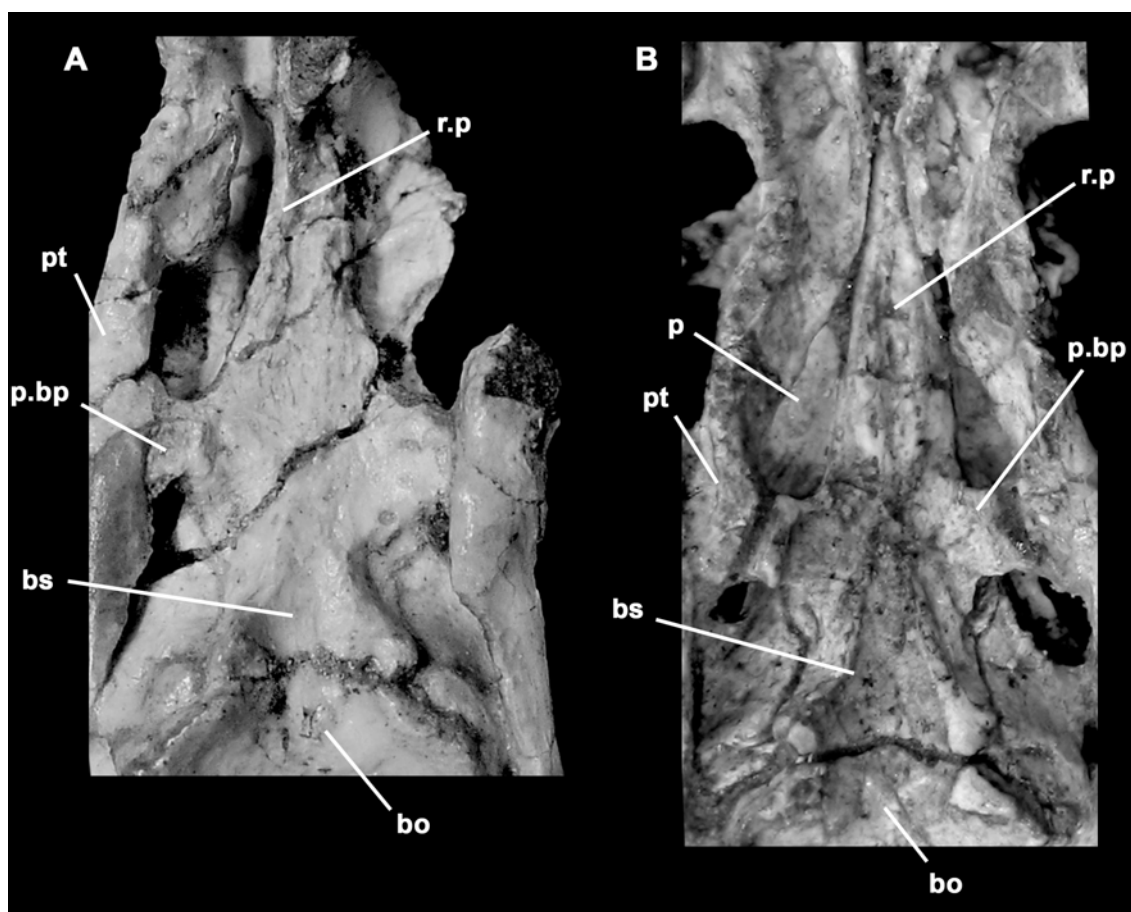
basiesfenoides resulta muy similar a la condición presente en saurios debido a que sus esquinas posterolaterales se encuentran marcadamente proyectadas ventrolateralmente. De esta manera conforman crestas



**Figura 33.** Parietal. A, vista dorsal del techo craneano del ejemplar MACN-RN 1013; B, vista dorsolateral; C, cortes transversales. c.s, cresta sagital, f, frontal, p, parietal, p.a, proceso alar, po, postorbitario, pot, prootico, so, supraoccipital.

lateralmente proyectadas, las cuales convergen anteriormente y son muy poco desarrolladas hacia el límite para-basiesfenoides. Estas cresta, las cuales se encuentran muy bien preservadas en el ejemplar MACN-RN 1013 pero pobremente conservadas en el ejemplar MLP 26-410 (ver Estes et al., 1970: 40), confieren una forma más o menos triangular a la superficie ventral del basiesfenoides, además de delimitar la esquina inferior de las superficies dorsalmente expandidas que aparecen lateralmente a ambos lados del basiesfenoides. La apertura posterior del canal Vidiano se encuentra localizada en la región anterodorsal de la superficie lateral del basiesfenoides, justo posteromedialmente a la base de los procesos basipterigoideos. Esta condición descrita aquí para el basiesfenoides de *D.*

*patagonica* es muy similar a la presente en saurios. Sin embargo, la región laterodorsal del basiesfenoides es típica de las serpientes, ya que la cresta lateral y el proceso alar se encuentran ausentes posterodorsalmente al proceso basipterigoideo, donde las paredes laterales (centralmente expandidas) del parietal entran en contacto con el basiesfenoides mediante un marcado contacto suturado. No se ha podido reconocer en los ejemplares MACN-RN 1013 y 1014 el foramen innominado descrito por Estes et al. (1970: fig. 5) que abre dorsalmente a la abertura anterior del canal Vidiano. Sin embargo, esto puede deberse al hecho de que en estos ejemplares esta zona se encuentra pobremente preservada.



**Figura 34. Basi-paraesfenoides. A, vista ventral del cráneo del ejemplar MACN-N 26; B, vista ventral del cráneo del ejemplar MLP 26-410 (holotipo). bo, hueso basioccipital, bs, hueso basiesfenoides, p, hueso parietal, p.bp, proceso basipterigoideo, pt, hueso pterigoides, r.p, rostrum del paraesfenoides.**

El rostrum paraesfenoidal se encuentra preservado en los ejemplares NLP 26-410 y MACN-N 26 completos, y sólo la región más posterior en los ejemplares MACN-RN 1013 y 1014. El rostrum posee muescas muy bien

definidas en la región anterior (lateralmente), dentro de las cuales se alojarían en vida las trabeculae cranii, demostrando así que *D. patagonica* presentaba una típica configuración platibásica. La superficie ventral del rostrum es cóncava (más marcado en la base del mismo), condición similar a la presente en anilioideos (observable en MACN-RN 1013 y MACN-N 26). No se observan “alas” lateralmente expandidas en todos los especímenes examinados [ver discusión en Rieppel et al. (2002) y Scanlon (2003)].

- *Prootico y otooccipital*

Ambos prooticos en los ejemplares MACN-RN 1013 y 1014 conforman un único foramen trigémino (V), delimitado por un proceso dorsal anterior ancho y largo, y por un estrecho proceso ventral. La superficie ventral del proceso dorsal anterior es distintivamente cóncava, delimitando el margen dorsal del foramen trigémino (Fig. 34C). Anteriormente, este proceso entra en contacto con el parietal mediante una sutura dorsoventralmente expandida en la cual el prootico cubre el *descensus parietalis*. Esta condición es claramente diferente de la presente en algunos macrostomata basales como *Wonambi* (ver Rieppel et al., 2002), donde los procesos anteriores cubren en la parte inferior al *descensus parietalis*. El extremo dorsal del proceso dorsal anterior se proyecta anteriormente para alojarse en una profunda escotadura que se encuentra en la pared lateral del parietal, mientras que el extremo ventral se encuentra posicionado más posteroventralmente. El extremo ventral del proceso dorsal anterior se expande un poco ventralmente hacia un pequeño proceso ahusado anterodorsal desarrollado por el extremo dorsal del proceso ventral anterior del prootico. Sin embargo, estos dos procesos no llegan a contactarse, resultando así que el parietal contribuye en la conformación del foramen trigémino (V). Esta condición puede ser observada en ambos lados del ejemplar MACN-RN 1014 y en el lado derecho del ejemplar MACN-RN 1013 en el cual el lado izquierdo se encuentra fuertemente meteorizado. El foramen para el nervio facial (VII) se encuentra localizado justo por detrás del receso formado por el foramen trigémino (V). Si ambas ramas del nervio



facial (hiomandibular y palatina) utilizan el mismo foramen para su salida no puede ser aseverado, sin embargo la falta de un segundo foramen (más ventral que el anterior) permite inferir un uso común del foramen facial. La región posterodorsal del prootico y su complejo contacto con el parietal y supratemporal ya han sido descritas con detalle por Estes et al. (1970). La región ótica del prootico de *D. patagonica* ha sido motivo de debate en cuanto a la presencia o ausencia de crista circumfenestralis (Estes et al., 1970; Rage, 1984; Rieppel, 1988; Tchernov et al., 2000; Caldwell y Albino, 2002). La precaria preservación de esta región en el ejemplar holotipo (MLP 26-410) permitió inferir a Estes et al. (1970) la ausencia de crista circumfenestralis en *D. patagonica*. Esta conclusión fue seguida por Caldwell y Albino (2002) luego de la revisión basada en el ejemplar MACN-RN 1014. Sin embargo, mediante la repararación de la región ótica y un reexamen minucioso del lado derecho del ejemplar MACN-RN 1014 como así también del ejemplar MACN 1013 muestra que *D. patagonica* sí poseía crista circumfenestralis. Esta estaba conformada por el importante desarrollo de una crista prootica y de la crista interfenestralis, contribuyendo de menor manera una poco desarrollada crista tuberalis. La crista tuberalis forma una conspicua proyección posterior en posición posteroventral con respecto al foramen yugular, aunque no logra cerrar el receso yuxstaestapedial, el cual permanece ampliamente abierto posteriormente (Fig. 34D). Esta condición donde la crista tuberalis no cierra la región posterior del receso yuxstaestapedial se encuentra presente en serpientes basales como anilioideos, *Xenopeltis*, y *Loxocemus*. Dentro de los cráneos preservados de *D. patagonica*, sólo el lado derecho del ejemplar MACN-RN 1014 posee la región basicraneana posterior conservada satisfactoriamente. El lado izquierdo de este ejemplar, figurado y discutido por Caldwell y Albino (2002), se encuentra claramente erosionado (Fig. 51); por ejemplo gran parte de la contribución del basioccipital al tubérculo esfeno-occipital no se encuentra presente, además de la mayor parte de la crista prootica que cubre en parte a la columela. La crista interfenestralis participa como un

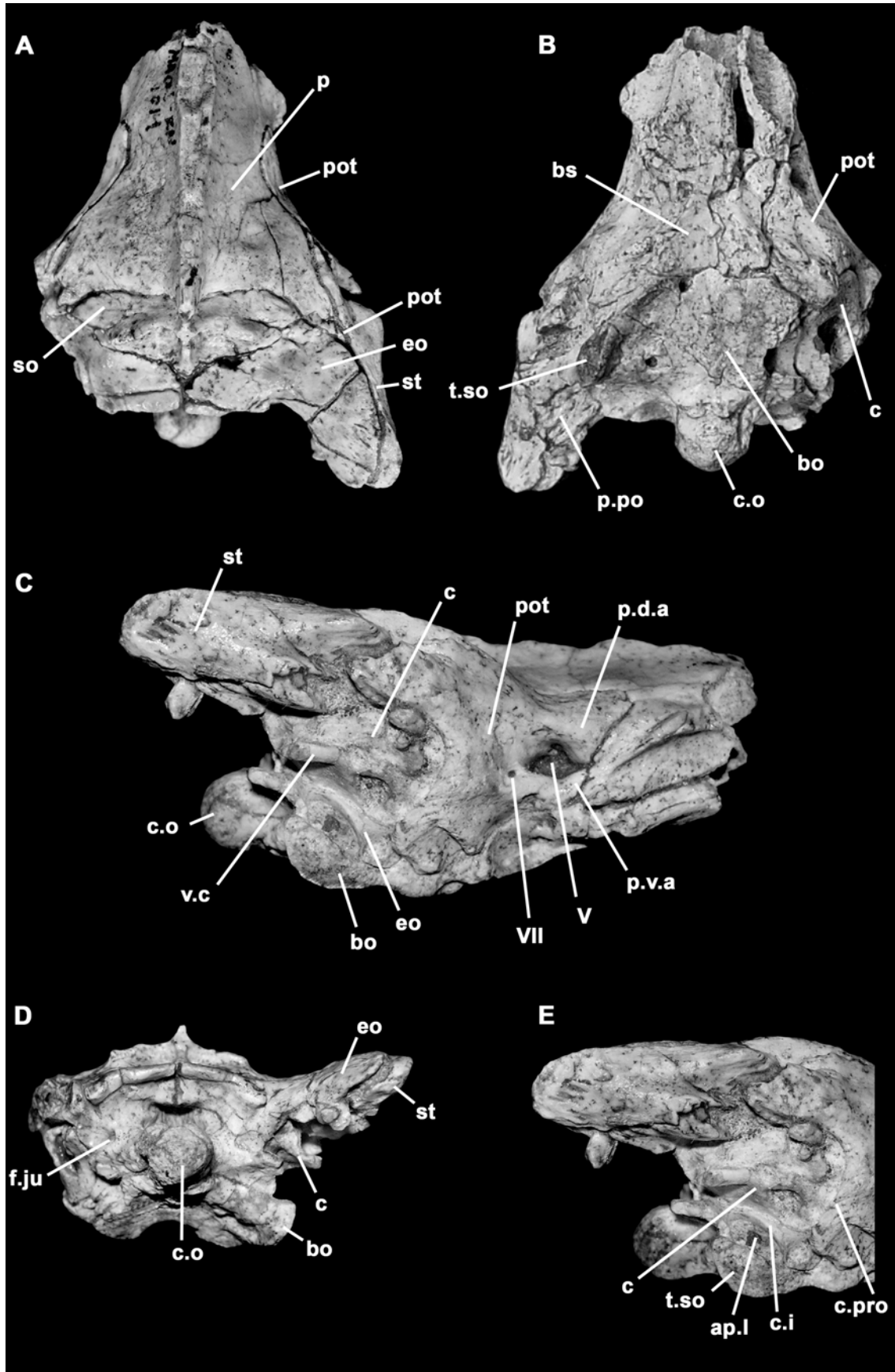


Figura 35. Neurocráneo del ejemplar MACN-RN 1014. A, vista dorsal; B, vista ventral; C, vista lateral; D, vista posterior; E, vista lateroposterior mostrando la

región de la fenestra ovalis. ap.l, apertura lateralis recessus scalae tympani, bo, basioccipital, c, columela, c.i, crista interfenestralis, c.o, cóndilo occipital, c.pro, crista prootica, bs, basiesfenoides, eo, otooccipital, f.ju, foramen yugular, p, parietal, pot, prootico, p.d.a, proceso dorsal anterior, p.po, proceso paraoccipital, p.v.a, proceso ventral anterior, so, supraoccipital, st, supratemporal, t.so, tuberosidad eseno-occipital, V, foramen del nervio trigémino, VII, foramen del nervio fascial, v.c, vara de la columela.

elemento discreto en la formación del borde ventral de la crista

circumfenestralis, condición derivada presente en Macrostomata pero ausente en Scolecophidia y anilioideos. Sin embargo, esta difiere de la condición presente en serpientes actuales en que el margen del basioccipital se extiende posterodorsalmente más allá de la crista interfenestralis para conformar el conspicuo tubérculo eseno-occipital. Además, el margen lateral del otooccipital no llega al nivel del borde inferior lateral de la crista circumfenestralis. Estas características plesiomórficas se encuentran sólo presentes en saurios, ya que la condición presente en las serpientes es que el otooccipital se proyecte a través de la crista tuberalis forando todo el piso y el borde lateral del recessus scalae tympani. En *Cylindrophis* el basioccipital también se proyecta posterodorsalmente más allá del nivel de la apertura lateralis recessus scalae tympani, pero su borde lateral no conforma un tubérculo bien definido. La pared medioventral de la crista circumfenestralis se encuentra conformada por el otooccipital, expandida ventralmente hacia la columela y ventrolateralmente hacia el foramen yugular que se encuentra expuesto en la vista lateral craneana.

- *Cuadrado*

El suspensorio se encuentra conformado como en la mayoría de los anilidos por el supratemporal, el cual posee un gran desarrollo. El cuadrado se encuentra ampliamente articulado con el neurocraneo mediante un amplio condilo cefálico en forma de abanico (Fig. 36A). Sobre la superficie de articulación del cóndilo cefálico se observan una serie de estriaciones y rugosidades, por lo que se infiere una unión importante con el supratemporal mediante tejido conectivo, por lo que se infiere una moderada estreptostilia (vease Frazzetta, 1970). Lateralmente el cuadrado presenta una cresta de posición anterior que posee un desarrollo en sentido

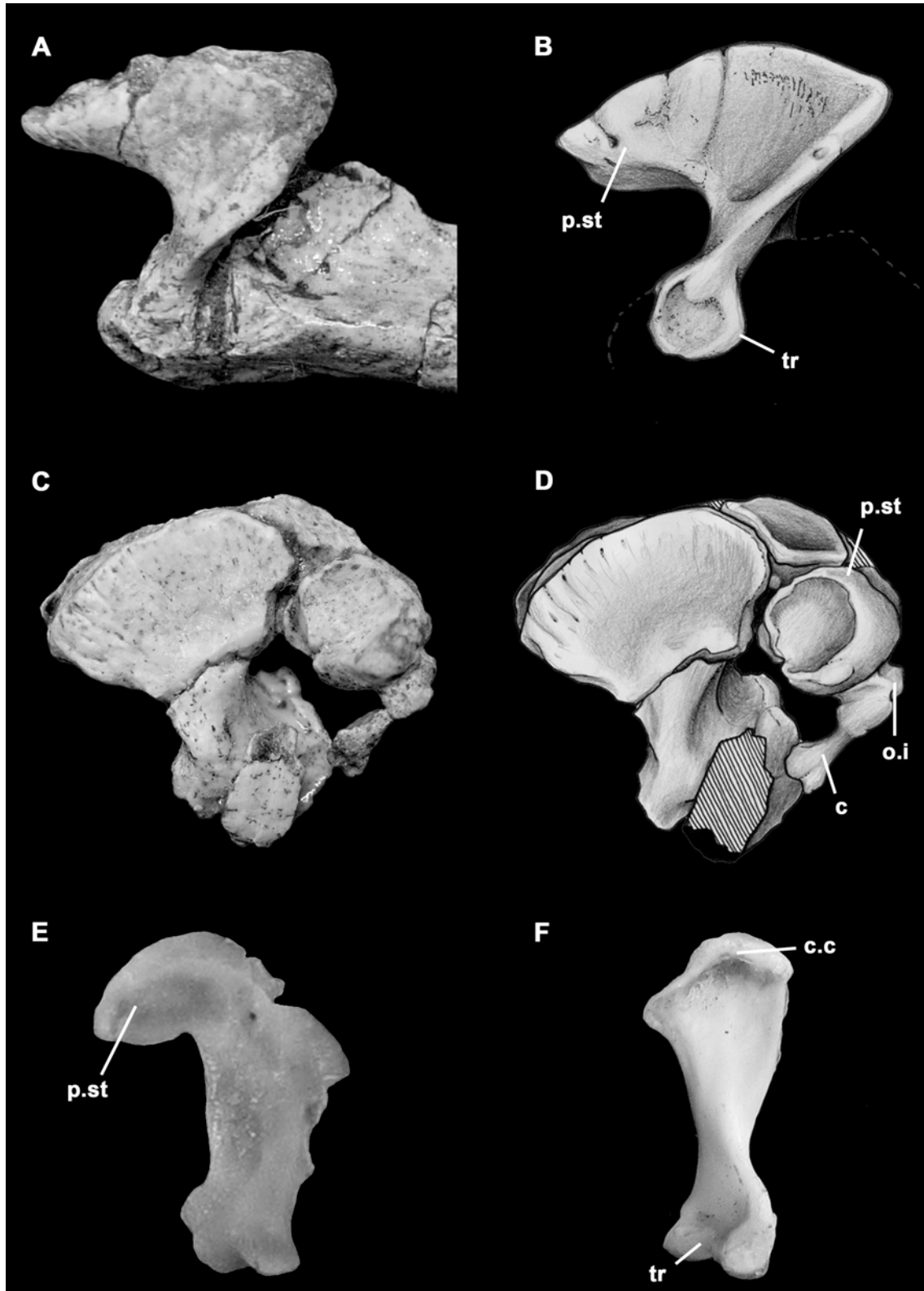


Figura 36. Cuadrado. A, B, vista lateral del ejemplar MACN-RN 1013; C, D, vista medial del ejemplar MACN-RN 1014; E, vista lateral del cuadrado derecho de *Feylinia grandisquamis* (FML 1013-8); F, vista lateral del cuadrado derecho de *Python* sp. (MLP no catalogado). c, columela, c.c, cóndilo cefálico, c.ti?, cresta timpánica, o.i, osificación independiente, p.st, proceso supraestapedial, tr, tróclea.

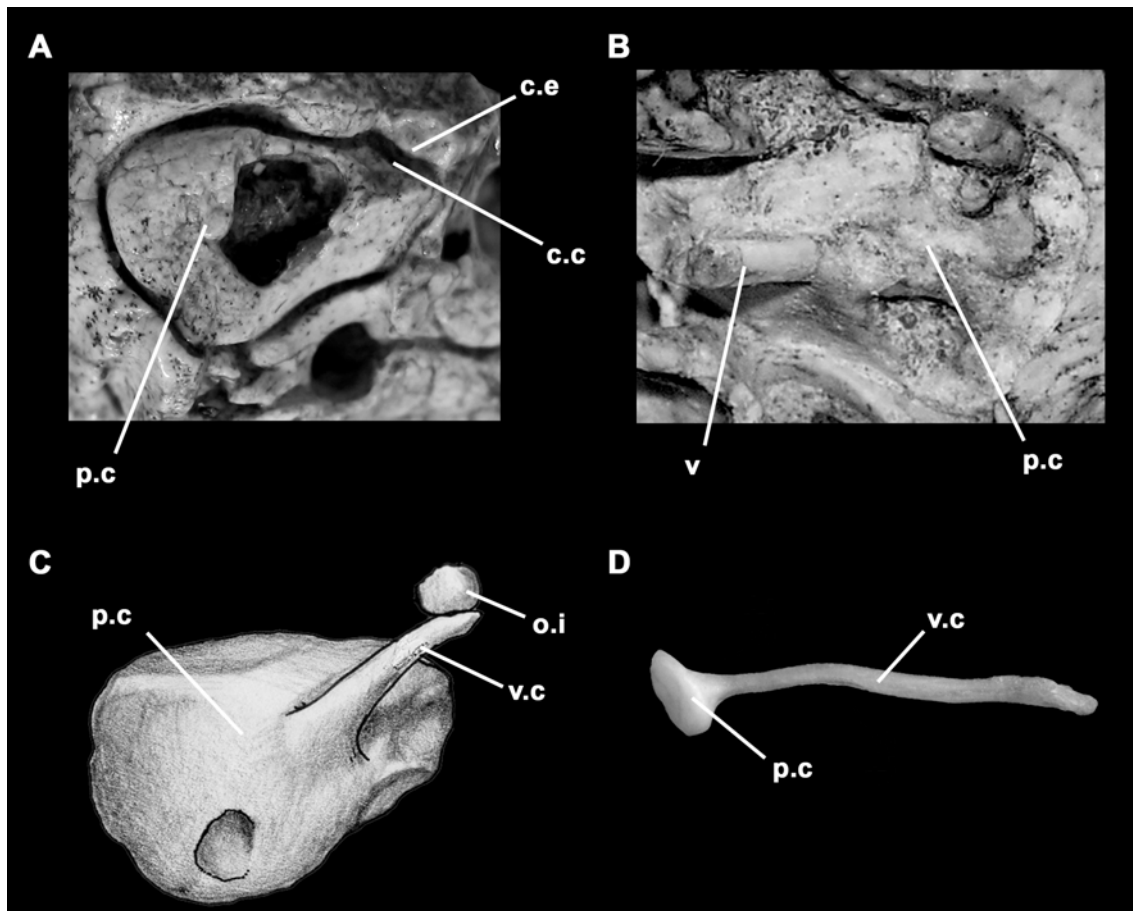
caudoventral, finalizando en la tróclea. Esta cresta delimita anteriormente una cavidad que posee su límite dorsal conformado por el condilo cefálico. Además, a lo largo de esta cresta y en el borde dorsal del condilo cefálico se aprecian rugosidades para la inserción de tejido, de manera similar a las presentes en saurios con tímpano.

Otra estructura conspicua del oído medio de *D. patagonica* es el proceso supraestapedial, observado en primer instancia por Caldwell and Albino (2003). Estos autores describen para *D. patagonica* un conspicuo proceso supraestapedial, articulando distalmente con la "extracolumela-columela". Este proceso, de conformación robusta, se origina en la región más posterior del condilo cefálico, y se dirige medioventralmente para contactar a la "extracolumela"-columela (Fig. 36C). Debido a una reparaación del ejemplar MACN-RN 1014 se ha encontrado una superficie de articulación marcadamente cóncava en la cara interna de dicho proceso. Además, en el ejemplar MACN-RN 1013 se observa dicho sector del cuadrado articulado con el suspensorio, siendo evidente que el sector de la superficie articular del supuesto proceso supraestapedial se encuentra articulado con el sector más caudal del supratemporal en dicho sector. El proceso supraestapedial se encuentra bien desarrollado en Mosasauridae, por lo que el establecimiento de la homología de dicho proceso con la estructura presente en *D. patagonica* posee importantes implicancias filogenéticas (vease más abajo). Sin embargo dicho proceso no se halla articulado con la columela en los mosasaurios, sino que la rodea dorsal y caudalmente (Russell, 1967). Al contrario, en *D. patagonica* el extremo distal de dicho proceso se claramente articulado con la "extracolumela" en los ejemplares MACN-RN 1013 y 1014. Además dicho proceso se encuentra dirigido medialmente, mientras que en mosasaurios se halla orientado ventrocaudalmente (Russell, 1966; *Lakumasaurus* IAA-2000-JR-FSM-1). En los aniliidos (*Anilius*) el sector más posterior del condilo cefálico del cuadrado (muy desarrollado caudalmente) se encuentra ocupado por el proceso articulario, conformado por el cartílago intercalar (homólogo del cartilago intercalar de otros escamados Rieppel, 1980). Dicho cartílago

articula con la extensión cartilaginosa distal de la columela y con el supratemporal, de manera similar a la forma en que articulan el cuadrado y el "proceso supraestapedial" presente en *D. patagonica*. La estructura del proceso supraestapedial ha sido observada en mosasaurios (*Mosasaurus*, *Lakumasaurus*), sin embargo dicho proceso no parece presentar las mismas relaciones topográficas y morfológicas a las presentes en *D. patagonica*. En mosasaurinos (Russell, 1968) o *Lakumasaurus* dicho proceso no encuentra ninguna relación articular con el basicráneo, ya que se encuentra dirigido caudoventralmente. Este tipo de relación presente en *D. patagonica*, sumado a la similitud en posición y orientación, parece ser más plausible inferir la no homología de estas estructuras entre mosasaurios y *D. patagonica*. Por la similitud con los anilidos, dicho proceso puede corresponder con el cartilago intercalar osificado. Dicha opinión también es sustentada por el hecho que la "extracolumela"-columela articula con dicho proceso, al igual que el proceso articulario del cuadrado (cartilago intercalar) articula con la columela en anilidos y *Xenopeltis* (Frazzetta, 1999).

- *Columela*

La columela de *D. patagonica* posee una estructura también similar a la observada en *Typhlops* y aletinofidios basales como *Anilius* y *Xenopeltis*. El pie columelar posee un tamaño enorme, casi dos veces el tamaño del foramen magnum. En el ejemplar MACN-RN 1014 se observa en sección una concavidad en la región dorsocaudal (Fig. 37A). Esta superficie se encuentra en íntimo contacto con el otooccipital, el cual exhibe en ese sector una superficie convexa. Esta conformación en contacto presenta la misma estructura que el sistema de articulación entre la columela y el exoccipital observado en *T. brongersmianus* y anilidos, por lo que se infiere que *D. patagonica* presenta estas mismas estructuras. La vara columelar es una estructura cilíndrica, grácil, dirigido laterocaudalmente. Presenta un desarrollo longitudinal similar al de *Xenopeltis* (Frazzetta, 1999) aunque más elongada que en *Anilius*. Distalmente en *D. patagonica* se observa, entre la columela y el



**Figura 37. Columela. A, vista lateral del "pié" columelar izquierdo del ejemplar MACN-RN 1014; B, vista dorsomedial del proceso supraestapedial del cuadrado derecho del ejemplar MACN-RN 1014; C, reconstrucción de la columela y la osificación distal (basado en MLP 26-410, MACN-RN 1013 y 1014). c.e, contacto exoccipital-columela, c.c, concavidad de la columela, o.i, osificación independiente, p.c, pié columelar, v.c, vara de la columela.**

cuadrado, una osificación de forma esferica (Fig. 36C) interpretada como la extracolumela por Caldwell y Albino (2003). Dicha conformación del aparato columelar está presente también en otros aletinofidios basales como *Xenopeltis* (Frazzeta, 1999). Sin embargo, hasta el momento, para establecer la homología de la extracolumela en escamados con oídos medios modificados parece estar mejor sustentado el criterio seguido por Rieppel (1980). Este autor utiliza la relación entre la *chorda tympani* y la extracolumela, la cual se encuentra por debajo de la *chorda tympani* en lagartos con oídos timpanicos, mientras que en los ofidios la *chorda tympani* pasa por debajo del extremo cartilaginoso de la columela. De esta manera la osificación de posición distal a la vara columelar presente en *D. patagonica*

considero más cauto interpretarla como una estructura de dudosa homología, en la misma situación que otras estructuras cartilaginosas de posición similar encontradas en algunos Macrostromata (*Sanzinia*: Genest-Villard, 1966; *Erix* y *Corallus*: Wever, 1978), por lo menos hasta que se establezca otro criterio sobre homologías. La columela se relaciona con la fenestra oval mediante un importante surco, el cual debe haber alojado en vida al ligamento auricular.

- *Mandíbula*

La mandíbula de *D. patagonica* se encuentra compuesta por los mismos elementos que están presentes en serpientes actuales, a saber: dentario, esplenial, angular, coronoides, y compuesto (surangular + prearticular + articular). La mandíbula derecha del ejemplar MACN-RN 1013 se encuentra prácticamente completa (Fig. 38A-B), sólo careciendo del extremo anterior del dentario y el proceso anteroventral del coronoides. La mandíbula izquierda, aunque más incompleta, ha preservado detalles del extremo anterior del hueso compuesto.

El extremo anterior del dentario se encuentra sólo presente en el dentario derecho del ejemplar holotipo (MLP 26-410; Fig. 38C-D). El extremo anterior del dentario se curva medialmente, culminando en un extremo liso y redondeado al igual que en serpientes actuales. Así, *D. patagonica* debe haber poseído la condición típica de las serpientes con ambos dentarios móviles entre sí, unidos anteriormente por ligamentos. Ambos dentarios exhiben ocho posiciones dentarias, presentando la última posición del dentario izquierdo un diente de reemplazo desarrollado y aún no anquilosado con el dentario. La implantación dentaria es del tipo “Alethinophidia derivada” (*sensu* Zaher y Rieppel, 1999).

Los dientes estuvieron anquilosados en los tabiques interdentes, los cuales se encuentran expandidos medialmente en la parte posterior del



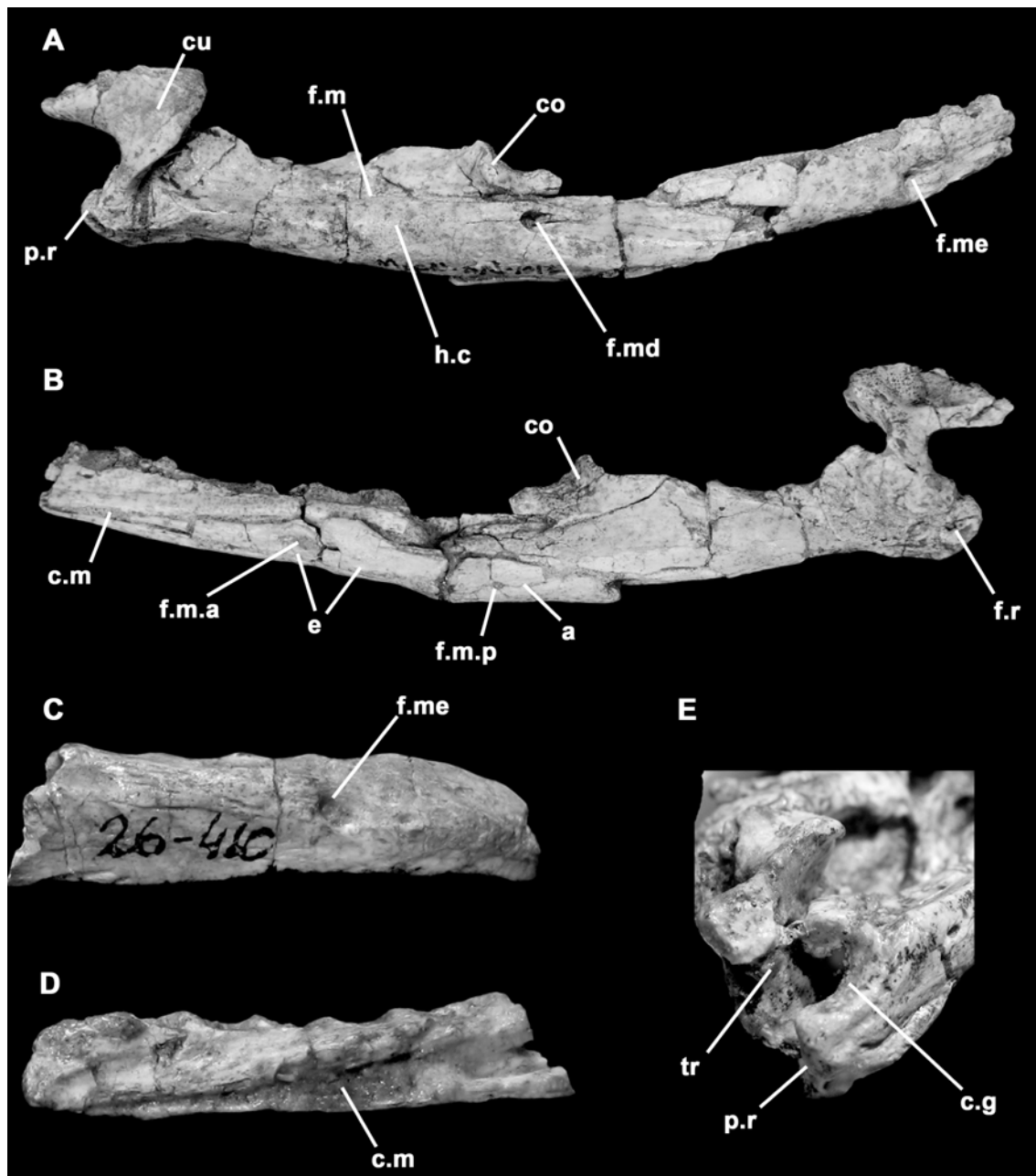


Figura 38. Mandíbula. A, vista lateral de la mandíbula derecha del ejemplar MACN-RN 1013; B, vista medial del mismo ejemplar; C, vista lateral del fragmento anterior de dentario del ejemplar MLP 26-410; D, vista medial del mismo ejemplar; E, vista ventroposterior de la mandíbula derecha del ejemplar MPCA PV 527, con el cuadrado levemente dislocado de la cavidad glenoidea. a, hueso angular, co, hueso coronoides, c.g, cavidad glenoidea, cu, hueso cuadrado, c.m, canal de Meckel, e, hueso esplenial, f.m, fosa mandibular, f.m.a, foramen mylohyoideo anterior, f.md, foramen mandibular, f.me, foramen mentoniano, f.m.p, foramen mylohyoideo posterior, h.c, hueso compuesto, f.r, foramen retroarticular, p.r, proceso retroarticular, tr, tróclea.

dentario para formar el “alveolo” desde el cual se desarrolla el septo intramandibular. El septo intramandibular se puede visualizar en el dentario izquierdo, observándose que éste se proyecta ventralmente

separando la cavidad que alojaba al cartílago de Meckel del canal alveolar lateral. La rama alveolar del nervio trigémino (V) emerge en un solo foramen mentoniano localizado aproximadamente en la parte media de la superficie del dentario (observable en este ejemplar y en el MLP 26-410). La región dorsal del dentario (portadora de las posiciones dentarias) se curva levemente en la región anterior, hasta el nivel del foramen mentoniano. Anteriormente al foramen mentoniano, el dentario posee en su región medial una pared vertical conspicua, cerrando las posiciones dentarias anteriores en su sector medial. Esta condición recuerda la pleurodoncia labial presente en saurios, siendo distinta de la condición presente en *Scolecophidia* y *Alethinophidia* donde se retiene un escalón donde se encuentra la base de las posiciones dentarias. El canal de Meckel se extiende ventromedialmente hasta sobrepasar levemente el nivel del canal mentoniano, donde este se abre y toma una posición ventral relativa al plano sagital de la mandíbula. Posteriormente, el dentario se encuentra profundamente excavado, conformando dos conspicuos procesos de posición dorsal (proceso dentígero del dentario) y ventral respectivamente; éste recibe la prolongación anterior del hueso compuesto. Al igual que en *Alethinophidia*, el proceso dentígero del dentario posee dientes y muestra la misma longitud que el proceso posterior ventral. Al igual que en serpientes actuales y de manera diferente a la condición presente en mosasaurios, es la porción surangular del hueso compuesto la que se proyecta anteriormente y encaja apretadamente en el receso posterior del dentario. El proceso anterior de la porción surangular del hueso compuesto es similar a la presente en *Python*, estando conformada por un gran proceso horizontalmente orientado y comprimido dorsoventralmente, curvándose levemente hasta finalizar en una punta anteriormente. La porción prearticular del hueso compuesto finaliza abruptamente como un débil borde convexo medial a la faceta articular entre el angular y el esplenial, sin recibir ningún proceso del esplenial. Tanto el esplenial como el angular se encuentran bien expuestos en vista medial. La parte ventral de la superficie posterior del esplenial es cóncava y recibe la superficie convexa anterior del

angular en una articulación verticalmente orientada. La parte dorsal de la región posterior del esplenial no se encuentra preservada, pero el extremo posteriormente proyectado conservado al nivel de la fractura sugiere que la parte dorsal del borde posterior del esplenial tuvo una superficie convexa articulando con una superficie cóncava del angular, formando así una superficie de articulación sigmoidal similar a la presente en la mayoría de los Alethinophidia actuales (Rieppel y Zaher, 2000). El esplenial es largo y algo estrecho, y cubre toda la superficie posterior del canal Meckeliano a lo largo de la mitad posterior del dentario en vista medial. Existe sólo un proceso anterior que se estrecha anteriormente en un extremo romo. Este hueso se encuentra perforado por un forámen en la parte media del mismo, el mismo corresponde con el pasaje del nervio milohioideo anterior. El angular también posee un foramen en la superficie anterodorsal correspondiente al pasaje del nervio milohioideo posterior. El angular se estrecha posteriormente a lo largo de la superficie ventromedial del hueso compuesto hasta el nivel del borde anterior de la fosa mandibular. El coronoides se encuentra bien desarrollado y se encuentra posicionado principalmente en las superficies dorsal y dorsomedial del hueso compuesto, anterior a la fosa mandibular. El coronoides se encuentra así expuesto en las vistas lateral y medial de la mandíbula. Este hueso muestra una forma de V en vista medial, con un corto vértice apuntando hacia arriba y conformando el proceso coronoides, un largo proceso anteroventral, y un conspicuo proceso posteroventral. En vista dorsal, el coronoides exhibe un borde sigmoidal. El margen lateroventral es recto, mientras que el borde medio-ventral es levemente cóncavo. El proceso anteroventral se extiende en la superficie dorsomedial del hueso compuesto contactando el extremo dorsoposterior del esplenial, estableciendo un contacto más o menos extenso con el sector medial del proceso posterior dorsal del dentario dorsalmente y con el margen dorsal anterior del angular ventralmente. El proceso posteroventral del coronoides se encuentra bien desarrollado posteriormente y recubre los márgenes anterior, lateral y medial de la fosa adductora representando el proceso ascendente del prearticular de los saurios. Así, el

coronoides contribuye con la fosa mandibular, formando sus sectores anterodorsal y anteromedial. El margen dorsolateral (surangular) de la fosa



**Figura 39. Cortes transversales de la mandíbula derecha del ejemplar MACN-RN 1013.**

mandibular es bajo como el margen dorsomedial, exponiendo la fosa mandibular lateralmente y dorsalmente. El margen dorsomedial (prearticular) de la fosa mandibular se encuentra expandido dorsomedialmente, con un margen convexo. La fosa adductora de *D. patagonica* es similar a la presente en anilioideos. El hueso compuesto carece de proceso coronoides. El foramen surangular anterior se localiza lateralmente al margen anterior del hueso coronoides en la superficie dorsolateral del hueso compuesto. Posteriormente, el hueso compuesto retiene un corto proceso retroarticular con un foramen para la chorda tympani (Fig. 38E), el cual se encuentra por detrás de la cavidad glenoidea.

#### **4.3 El neurocráneo de *Dinilysia patagonica* a través de la tomografía computada de rayos-X**

De acuerdo con Rieppel y Zaher (2001a), la región otico-occipital resulta una de las más complejas estructuras del cráneo de los escamados,

convirtiendo a esta región craneana en una valiosa fuente de información filogenética. De esta manera, estudios anatómicos exhaustivos del neurocráneo nos pueden ayudar a lograr una mayor comprensión de las relaciones existentes entre las serpientes y los demás escamados.

A pesar de que *Dinilysia patagonica* es sin lugar a dudas la serpiente fósil mejor conocida, es muy poco lo que sabemos acerca de la anatomía interna del neurocráneo. Esto se debe principalmente a la falta de exposición interna de esta región craneana en los numerosos especímenes con los que se cuenta hasta el momento de esta serpiente. Así, carecemos de valiosa información acerca de una de las regiones anatómicas que más información ha aportado para comprender las relaciones filogenéticas de las serpientes y escamados en general (ver Rieppel, 1979b, 1985, 1988b).

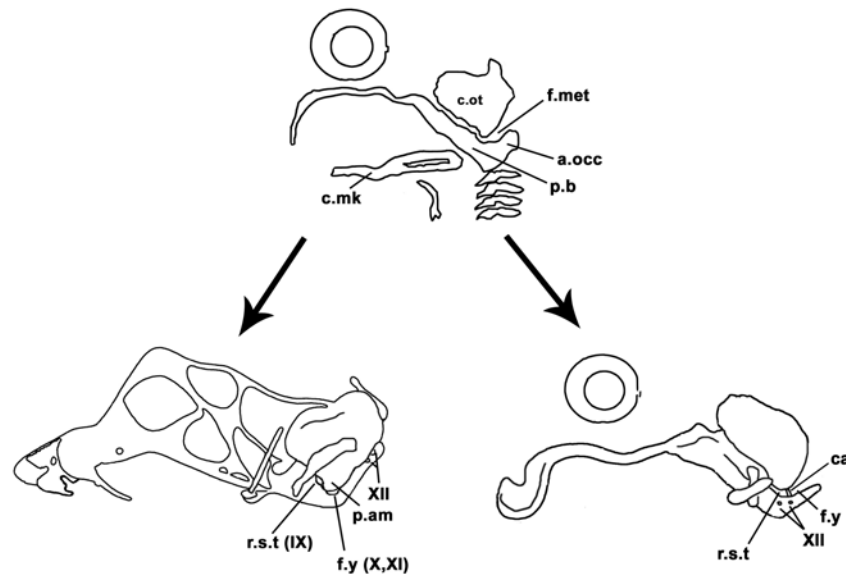
La tecnología de tomografía computada de rayos-X de alta resolución ofrece una alternativa no destructiva para la observación de estructuras internas de fósiles. Mediante la diferenciación de contrastes entre el fósil y la matriz que lo contiene, es posible realizar reconstrucciones en tres dimensiones de las estructuras esqueléticas. Así, la disponibilidad de mostrar estructuras internas y externas nos ayuda a comprender e identificar elementos esqueléticos complejos de analizar con el material en mano (para más detalles ver Ketcham y Carlson, 2001).

En el año 2006 fueron escaneados tres ejemplares de *Dinilysia patagonica* (MACN-N 26, MACN-RN 1013 y 1014) en el High Resolution X-ray Computed Tomography (HRCT) Facility de la Universidad de Texas (Austin), reconstruyendo luego digitalmente los especímenes en tres dimensiones. De esta manera, se lograron obtener imágenes inéditas de estructuras internas del neurocráneo (oído interno, basicráneo, etc.), las cuales son el objetivo de este capítulo, aportando novedosa información acerca de la anatomía craneana de esta relevante serpiente fósil.

### ***Introducción a la anatomía de la región otico-occipital de serpientes y lagartos actuales***

Debido a la complejidad de la anatomía del neurocráneo, se detalla a continuación los rasgos más importantes de esta región craneana. En los ejemplares adultos de escamados, esta región se compone de un conjunto de osificaciones de origen endocondral, las cuales se originan a partir de la cápsula otica (prootico y opistotico), del arco occipital (exoccipital), del tectum sinoticum (supraoccipital) y de la parte posterior de la placa basal (basioccipital). En estadios condrogénicos tempranos, existe un espacio entre la región posterior de la cápsula otica y la región anterior del arco occipital, el cual es denominado fisura metotica. En estadios embrionarios tempranos, y en adultos de *Sphenodon punctatus*, la fisura metotica permite el pasaje de los nervios glossofaríngeo (IX), vago (X) y accesorio (XI), además del ducto perilinfático que sale de la cavidad coclear a través del foramen perilinfático. En escamados, la fisura metotica se divide en dos compartimentos, ya sea por contacto de la cápsula otica con la placa basal (en lagartos), o por una estructura cartilaginosa ventralmente proyectada que conecta la cápsula ótica con la placa basal (en serpientes). El espacio anterior generado por la división de la fisura metotica se denomina recessus scalae tympani. En lagartos, el recessus scalae tympani recibe al nervio glossofaríngeo (IX) y el saco perilinfático. De esta manera, el saco perilinfático encuentra su salida lateral en el recessus scalae tympani mediante la apertura lateralis recessus scalae tympani, mientras que su salida medial (endocraneana) se realiza mediante la apertura medialis recessus scalae tympani. El espacio posterior generado luego de la división de la fisura metotica se denomina foramen yugular, y por él pasan los nervios craneanos vago (X) y accesorio (XI). El nervio hipogloso (XII) perfora al arco occipital, generando para cada rama de éste una salida independiente, siempre incluidas en el arco occipital. En serpientes, el desarrollo de la región otico-occipital es algo diferente al presente en lagartos. Como anteriormente fuera dicho, la división de la fisura metotica en serpientes es llevada a cabo por una estructura cartilaginosa que se origina en la pared medial de la cápsula otica y se fusiona con el borde lateral de la placa basal (Kamal, 1971), generando así

al recessus scalae tympani anteriormente y el foramen yugular posteriormente.



**Figura 40. Formación del recessus scalae tympani en Squamata. A la izquierda se aprecia un embrión de lagarto, en los cuales la división de la fisura metotica se produce a través de la prominencia ampullaris. A la derecha se puede observar un embrión de serpiente, donde la división de la fisura metotica se realiza por medio de una barra cartilaginosa. a.occ, arco occipital, ca, barra cartilaginosa, c.ot, cápsula otica, c.mk, cartilago de Meckel, f.met, fisura metotica, f.y, foramen yugular, p.am, prominencia ampullaris, p.b, placa basal, r.s.t, recessus scalae tympani, XII, salida del nervio hipoglosos**

En lagartos en general, la fenestra ovalis (obturada por el pié columelar) se encuentra incluida dentro de una cavidad pobremente definida por una proyección posteroventral de la pared lateral del prootico denominada *crista prootica*. Por debajo de la fenestra ovalis se encuentra la apertura lateralis recessus scalae tympani, la cual se encuentra expandida y es nombrada usualmente como receso occipital. Esta cavidad es la encargada de contener el sistema perilinfático, como así también el paso del nervio glossofaríngeo (IX), el cual pasa de la cavidad neurocraneana al receso occipital por medio de la apertura medialis recessus scalae tympani. Dentro del receso occipital se encuentra el saco perilinfático, proyección membranosa proveniente de la cavidad vestibular. Este saco pasa a través del ducto perilinfático desde la cavidad vestibular hacia el receso occipital, finalizando su recorrido en la membrana que obtura a la apertura lateralis recessus scalae tympani (llamada membrana timpánica secundaria). La

fenestra ovalis se encuentra separada del receso occipital por una proyección anterior del otooccipital denominada crista interfenestralis. A su vez, la separación entre el foramen yugular (n. vago X y accesorio XI) y el receso occipital se lleva a cabo mediante la crista tuberalis, la cual se proyecta anteroventralmente hasta alcanzar al tubérculo esfenooccipital.

En serpientes, este esquema presenta importantes cambios. La fenestra ovalis (obturada por el pié columelar) y la apertura lateralis recessus scalae tympani se encuentran dentro de una cavidad rellena de fluido llamada receso yuxstaestapedial. Este receso se forma a partir de las tres crestas mencionadas anteriormente, las cuales incrementan su proyección hacia la región ótica. Anteriormente, el prootico emite una crista prootica que forma el borde dorsoanterior y anterior de la crista circumfenestralis. Separando la fenestra ovalis de la apertura lateralis recessus scalae tympani se encuentra la crista interfenestralis, proceso emitido por el otooccipital en dirección anteroventral, y que puede tener participación o no en el borde ventral de la crista circumfenestralis. Y por último, el cierre posterior del receso yuxstaestapedial se produce por una proyección anterolateral del otooccipital denominada crista tuberalis, la cual realiza la separación entre el foramen yugular (n. X y XI) de la apertura lateralis recessus scalae tympani. Debido a que el receso yuxstaestapedial es una cavidad rellena de linfa, desaparece la membrana que obturaba en lagartos a la apertura lateralis recessus scalae tympani, permitiendo de esta manera que el fluido circule entre el receso yuxstaestapedial y la cavidad vestibular.

### ***Descripción del neurocráneo***

Como ya fuera descrito en el Capítulo 5.1, el neurocráneo de *Dinilysia* se encuentra conformado por las mismas osificaciones presentes en serpientes actuales, las cuales con excepción del parietal y el paraesfenoides, son de naturaleza endocondral. En serpientes actuales, la región posterolateral del parietal exhibe una proyección medial, la cual posee un eje fundamentalmente vertical. Esta estructura en forma de pilar, puede



estar proyectada medialmente en mayor o menor grado, mostrando en los Macrostromata su mayor desarrollo. Este pilar, el cual se aplica sobre la superficie anterior del prootico, separa en vida a las regiones laterales del telencéfalo y el mesencéfalo (Fig 41B-C).

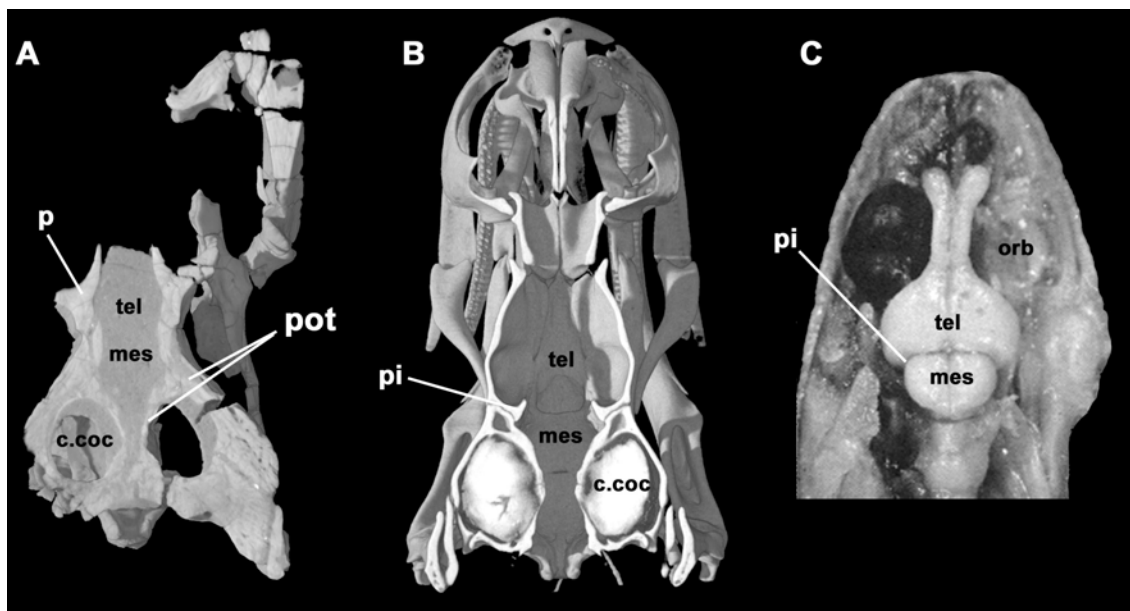


Figura 41. A, *Dinilysia patagonica*. Corte horizontal del ejemplar MACN-RN 1013 mostrando la cavidad encefálica. B, *Xenopeltis unicolor*. Corte horizontal mostrando la cavidad encefálica. C, *Nerodia sipedon*, encéfalo en vista dorsal (los elementos óseos fueron removidos; tomado de Wells et al., 1971). c.coc, cavidad coclear, mes, mesencéfalo, orb, órbita, p, parietal, pi, pilar que separa al telencéfalo del mesencéfalo, pot, prootico, tel, telencéfalo.

Estas regiones cerebrales poseen tamaños disímiles en serpientes actuales, existiendo una tendencia al aumento de tamaño (principalmente en sentido lateral) del telencéfalo, la cual se ve acompañada por una mayor proyección medial de estas estructuras del parietal. Sin embargo, esta condición no se encuentra presente en *Dinilysia*, observándose sólo una leve orientación medioventral de los bordes posterolaterales del parietal, justo antes del contacto con los prooticos (Fig. 41A). Es de destacar que los Scolecophidia exhiben la misma condición que la presente en *Dinilysia*. Como fuera descrito previamente (ver Cap. 5.1 y 5.3), el parietal participa ampliamente del foramen trigémino en su borde anterior sólo en estadios juveniles, para luego quedar casi excluido por un crecimiento en dirección anterior del proceso anterior ventral del prootico. No obstante, en vista cerebral puede

apreciarse que el parietal posee una importante proyección posterior por debajo del foramen trigémino. Sin embargo, esta proyección no puede ser observada en vista lateral, debido a que el proceso anterior ventral del prootico se yuxtapone lateralmente a ésta.

En serpientes actuales, existe una cámara para alojar al ganglio gasseriano (nervio trigémino), la cual se encuentra alojada en el prootico, estando delimitada lateralmente por el lateroesfenoides, el cual cubre lateralmente a esta cámara (Rieppel, 1979b: figs. 2-6). Sin embargo, *Dinilysia* comparte la condición presente en escolecofidios, esto es, la presencia de un gran foramen trigémino como producto de la ausencia del hueso lateroesfenoides. Esta situación contrasta marcadamente a la presente en las demás serpientes actuales (excepto algunos colubroideos), en las cuales el lateroesfenoides genera la división de las dos ramas principales del nervio trigémino, hacia delante la rama la rama maxilar (V2) y hacia atrás la rama mandibular (V3).

Justo por detrás del foramen trigémino, es posible observar dos conspicuos forámenes de menor tamaño dispuestos verticalmente (Fig. 42C). El foramen ventral posee un canal un poco más largo y de recorrido lateral, abriéndose en la superficie lateral del prootico, posteroventralmente al foramen trigémino. Como ya fuera descrito anteriormente, *Dinilysia* posee sólo una salida lateral para el nervio facial (Estes et al., 1970; Cap. 5.1), coincidiendo con la culminación del conducto antes descrito. Más aún, en los ejemplares tomografiados de *Dinilysia* no hay indicios de otra posible salida de la otra rama del nervio facial. En serpientes actuales, las ramas hiomandibular y palatina del nervio facial pueden tomar distintos caminos de salida del cráneo, algunos de los cuales no dejan evidencias en el neurocráneo. En escolecofidios, la rama palatina encuentra su salida al exterior perforando la pared lateral del prootico, mientras que la rama hiomandibular perfora la pared interna de la cavidad coclear (adquiriendo un curso intracapsular) para luego emerger a través del receso yuxtaestapedial (Rieppel, 1979a). En aletinofidios, pueden darse dos principales variantes; el nervio facial puede salir indiferenciado a través de

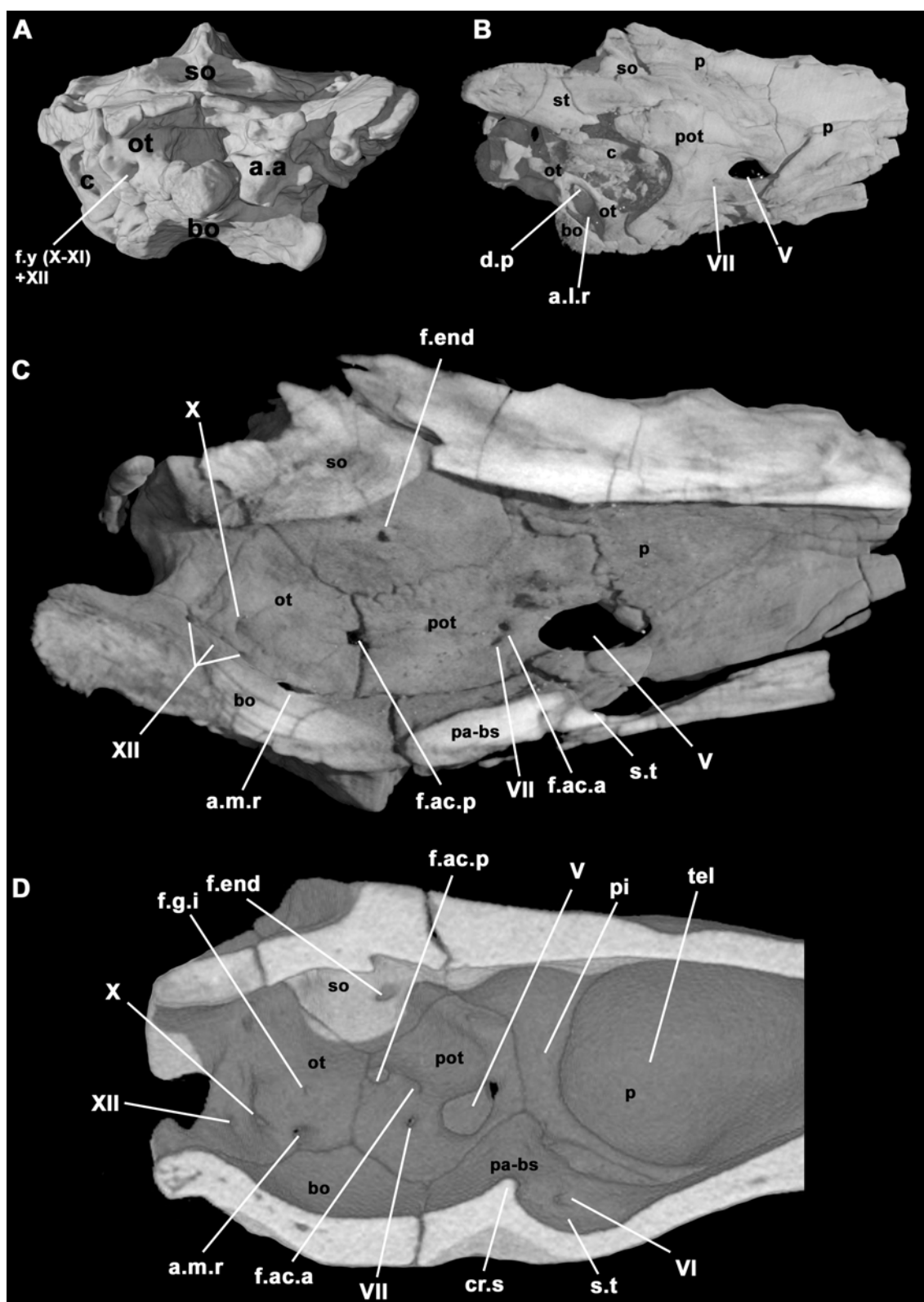


Figura 42. A, B, C, *Dinilysia patagonica* (MACN-RN 1014). A, vista posterior. B, vista lateral. C, vista interna (endocraneana). D, *Tropidophis haetianus*, vista interna (endocraneana). a.a, arco del atlas, a.l.r, apertura lateralis recessus scalae tympani, a.m.r, apertura medialis recessus scalae tympani, bo, basioccipital, c, columela, cr.s, crista sellaris, d.p, pasaje del ducto perilinfático, f.ac.a, foramen

acústico anterior, f.ac.p, foramen acústico posterior, f.end, foramen endolinfático, f.g.i, foramen glosofaríngeo interno, f.y, foramen yugular común, ot, otooccipital, p, parietal, pa-bs, parabasiesfenoides, pi, pilar de separación telencéfalo-mesencéfalo, pot, prootico, so, supraoccipital, st, supratemporal, s.t, sella turcica, tel, posición del telencéfalo in vivo, V, foramen trigémino, VI, foramen nervio abducens, VII, foramen nervio facial, X, foramen nervio vago, XI, nervio accesorio, XII forámenes nervio hipogloso.

un único foramen alojado en el receso posterior del nervio trigémino (rama mandibular V3) y luego dividirse extracranialmente (e.g. *Anilius scytale*), o puede dividirse dentro del prootico (e.g. *Python molurus*; Rieppel, 1979b). En *Dinilysia* no parece existir una división dentro del prootico del nervio facial, por lo que las opciones son: que el nervio facial indiferenciado haya salido por una única salida y luego se haya dividido extracranialmente (semejándose a los aletínofidios), o que la única salida reconocida corresponda a la rama palatina y que la rama hiomandibular hubiera adquirido un recorrido intracapsular, saliendo ésta a través del receso yuxtaestapedial (condición presente en escolecofidios).

Con respecto al foramen dorsal al anteriormente descrito, éste se comunica a través de un corto conducto dirigido laterodorsalmente con la cavidad coclear, más específicamente con una pequeña subcámara anterior (ampolla anterior). Esta condición está presente en todas las serpientes analizadas mediante tomografía computada disponibles, mostrando el mismo recorrido hasta la cavidad coclear. Según Rieppel (1979a,b) este foramen corresponde en serpientes actuales con el foramen acústico anterior, el cual permite el paso de la arteria auditiva interna más el nervio auditivo anterior (VIII). Por lo tanto considero plausible la determinación de este foramen como un foramen auditivo en *Dinilysia*. Posteriormente a los dos últimos forámenes, se encuentra un conspicuo foramen, justo entre la sutura del prootico con el otooccipital. Este puede corresponder al foramen acústico posterior, el cual es el encargado del pasaje de la rama posterior del nervio acústico (VIII). Entre estos dos forámenes acústicos existe una considerable distancia, mucho mayor de la presente en serpientes actuales, no existiendo indicios de un meato auditivo que incluya a estos forámenes como sucede en serpientes actuales (Rieppel, 1979a,b). La particular distancia entre éstos puede deberse al enorme desarrollo de la cápsula otica,

la cual en *Dinilysia* posee el mayor desarrollo dentro de las serpientes conocidas, tanto fósiles como actuales. En lagartos, el/los forámenes acústicos pueden estar alojados en la sutura prootico-otooccipital como sucede en *Varanus* (Bahl, 1937) y *Ctenosaura* (Oelrich, 1956), como también encontrarse incluidos en el prootico, como es el caso de *Neusticurus* (Bell et al., 2003) y *Shinisaurus* (Bever et al., 2005). En serpientes actuales también se encuentran las dos condiciones presentes en saurios, estando el/los forámenes acústicos incluidos en el prootico como los Anilioideos (Rieppel, 1979b; excepto *Anomochilus* [Rieppel y Maisano, 2007]), o incluidos en la sutura prootico-otooccipital como *Casarea* (Maisano y Rieppel, 2007) y colubroideos (obs. pers.).

En el sector central del supraoccipital puede apreciarse otro foramen, el cual conduce directamente con la cavidad coclear. Este foramen concuerda en posición y recorrido con el foramen endolinfático, encargado de drenar el excedente de linfa desde la cavidad coclear hacia la cavidad cerebral en escamados en general.

En la región posterior del neurocráneo, más precisamente en la superficie interna (endocraneal) del otooccipital, pueden apreciarse una serie de forámenes (Fig. 42D), los cuales poseen la particularidad de confluir en un único foramen alojado lateralmente al cóndilo occipital. El foramen más anterior se continúa en un conducto dirigido posterolateralmente, exhibiendo un recorrido paralelo al borde ventromedial de la cavidad coclear. Un poco antes de su salida al exterior, el conducto se comunica a través de una pequeña perforación lateral con la cavidad coclear. Finalmente, este se abre junto a dos forámenes más en una pequeña antecámara del foramen común. Este foramen se corresponde con el foramen yugular de serpientes actuales, el cual es el encargado del pasaje del nervio vago (X). Los otros dos forámenes que confluyen con el anteriormente descrito, poseen cortos conductos dirigidos posterodorsalmente, hasta que confluyen en el único foramen lateral al cóndilo occipital. El foramen más posterior posee un conducto de corto recorrido, el cual finaliza un poco dorsalmente a la confluencia de los

anteriores, observándose externamente un pequeño septo que separa a éste de los forámenes anteriormente mencionados. Estos tres forámenes se corresponden con las distintas salidas que posee el nervio hipogloso (XII). En serpientes actuales, el nervio glossofaríngeo (IX) posee distintos recorridos: puede salir de la cavidad encefálica a través de la apertura medialis recessus scalae tympani (escolecofidios) para luego entrar al foramen yugular, o puede ingresar a través de un foramen independiente (glossofaríngeo interno) a la cavidad coclear (aletinofidios) para luego llegar al recessus scalae tympani a través del foramen perilinfático (Rieppel, 1979a,b). No se ha podido reconocer un foramen atribuible al nervio glossofaríngeo (IX) en los ejemplares tomografiados de *Dinilysia*; sin embargo, no es posible asegurar la ausencia de este foramen a través de los ejemplares disponibles, ya que este posee un pequeño tamaño de serpientes actuales, además del estado deficiente de los ejemplares tomografiados.

El recessus scalae tympani en *Dinilysia* (Fig. 43) posee características típicas de serpientes. La apertura medialis, de pequeño tamaño, se encuentra en el sector más inferior del otooccipital. Inmediatamente después de la apertura medialis, este receso posee un corto recorrido tubular, convirtiéndose en un espacio amplio a medida que se abre lateralmente, el cual posee como piso al basioccipital. Esta característica se encuentra sólo presente en *Dinilysia*, siendo probablemente una apomorfía de esta serpiente cretácica, ya que las demás serpientes poseen como piso del recessus scalae tympani al otooccipital. *Dinilysia* posee un conspicuo foramen perilinfático perforando el piso del receso coclear, comunicándola directamente con el recessus scalae tympani. De esta manera, el ducto perilinfático se proyecta dentro del recessus scalae tympani, al igual que en aletinofidios derivados. Esta condición derivada presente en *Dinilysia*, se diferencia claramente de la presente en *Typhlops* (Rieppel, 1979a) y *Acrochordus* (Mc Dowell, 1979; Rieppel, 1980b), en los cuales el foramen perilinfático se abre directamente a la cavidad encefálica. También se

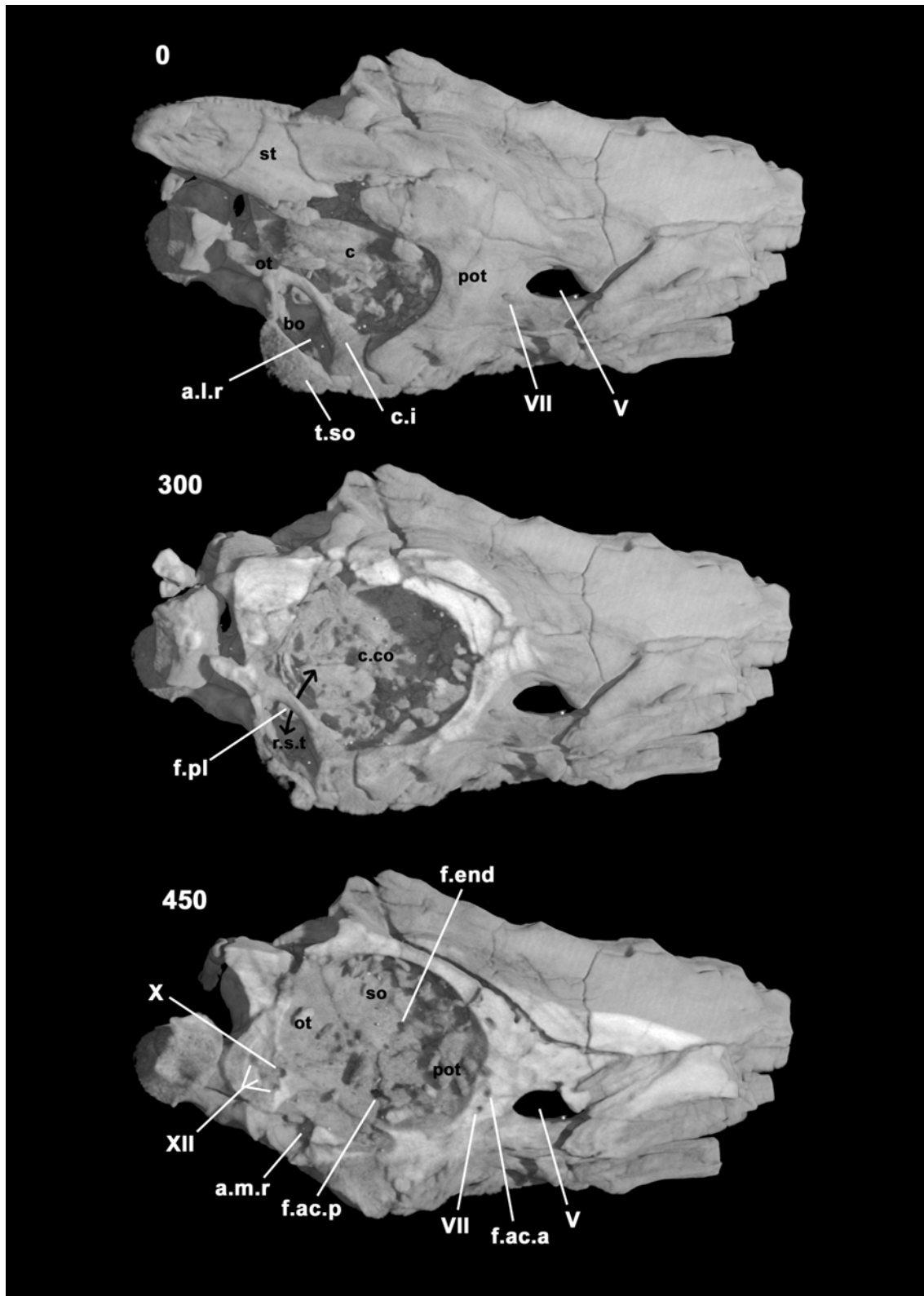


Figura 43. *Dinilysia patagonica* (MACN-RN 1014). Cortes sagitales mostrando la estructura del oído interno en vista lateral. a.l.r, apertura lateralis recessus scalae tympani, a.m.r, apertura medialis recessus scalae tympani, bo, basioccipital, c, columela, c.co, cavidad coclear, c.i, crista interfenestralis, f.pl, foramen perilinfático, f.ac.a, foramen acústico anterior, f.ac.p, foramen acústico posterior, f.end, foramen endolinfático, ot, otooccipital, p, parietal, pot, prootico, r.s.t, recessus scalae tympani, so, supraoccipital, st, supratemporal, t.so,

tubérculo esenooccipital, V, foramen trigémino, VII, foramen nervio facial, X, foramen nervio vago, XI, nervio accesorio, XII forámenes nervio hipogloso.

diferencia de la condición presente en Anilioideos, en los cuales el foramen perilinfático no comunica a la cavidad coclear con el recessus scalae tympani, sino que comunica a esta cavidad directamente con el recesso yuxtaestapedial a través de la fenestra pseudorotunda (Rieppel, 1979b).

### *Basicráneo*

Al igual que en el resto de los escamados, el piso del cráneo de *Dinilysia* se encuentra conformado por el basi-paraesfenoides anteriormente y el basioccipital posteriormente. El complejo basi-paraesfenoides de *Dinilysia* exhibe una clara similitud con las serpientes que con los lagartos (principalmente los cuadrúpedos), exhibiendo estructuras que recuerda tanto a Anilioideos como a aletínofidios derivados.

En vista dorsal (endocraneal), la estructura basicraneana más conspicua resulta ser la sella turcica, cavidad que aloja en vida a la hipófisis (Fig. 44A). Esta posee forma ovoide, y se encuentra ubicada en una posición central en el basiesfenoides. En rasgos generales, esta estructura se asemeja en forma y posición a la descrita para *Wonambi* y *Yurlunggur* (Scanlon, 2003; 2005), aunque se diferencia de estas serpientes fósiles australianas en que la sella turcica de *Dinilysia* no posee el borde anterior netamente delimitado por un borde elevado. Su desarrollo dorsoventral (profundidad) es moderado, diferenciándose de la condición presente en escolecofidios y Anilioideos, donde la sella turcica posee muy poca profundidad y se encuentra alojada cerca del contacto basiesfeoides-basioccipital (Rieppel, 1979b). En el borde posterior de la sella turcica puede observarse la crista sellaris de escaso desarrollo, dirigida anterodorsalmente, delimitando anteriormente a un dorsum sellae poco elevado. Esta morfología se diferencia claramente de la presente en lagartos cuadrúpedos, en los cuales la crista sellaris está marcadamente proyectada anterodorsalmente, y el



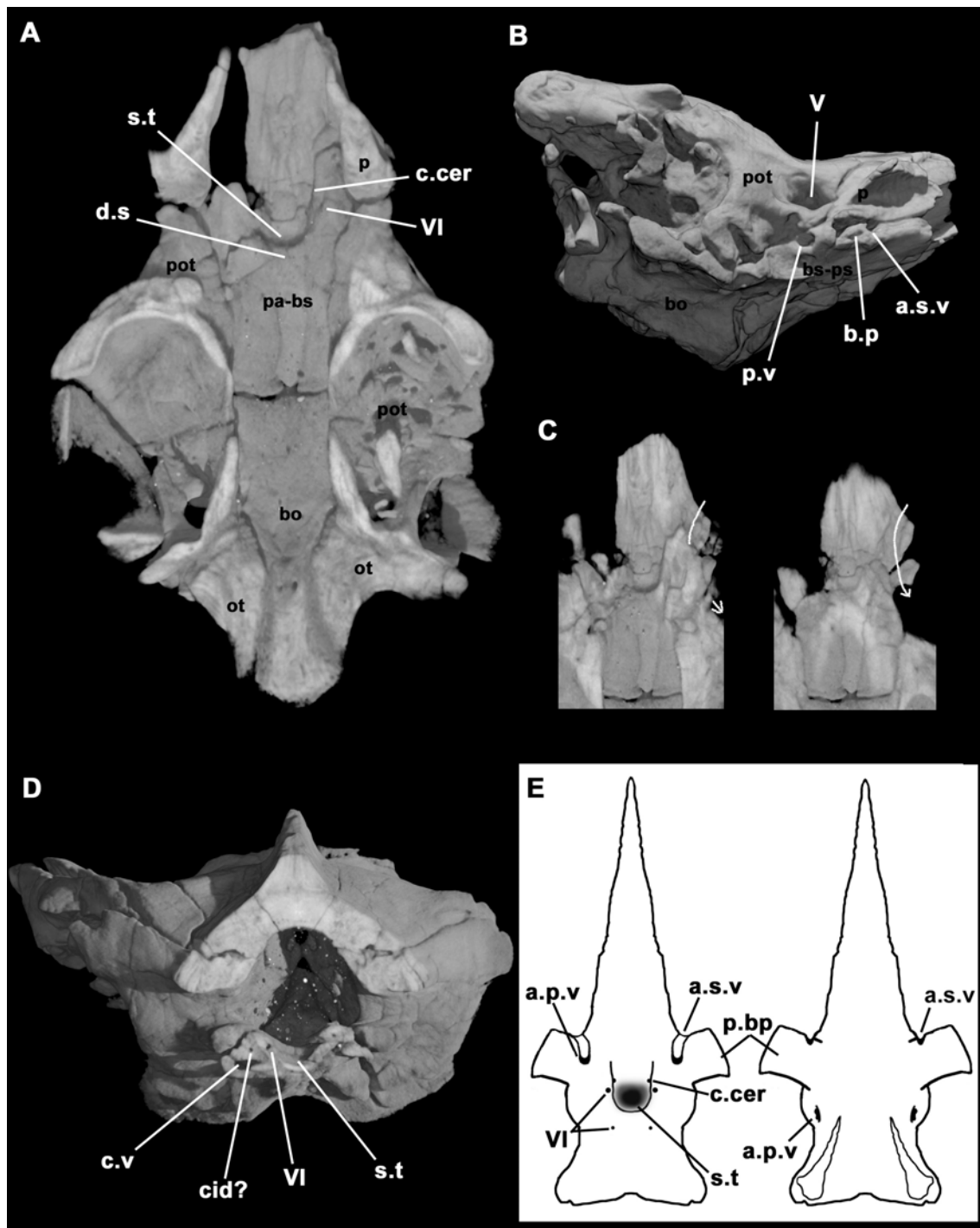


Figura 44. *Dinilysia patagonica* (MACN-RN 1014). A, vista dorsal (endocraneana) del basicráneo. B, vista ventrolateral del neurocráneo. C, detalle del basiesfenoides mostrando el pasaje del canal vidiano. D, corte coronal mostrando la estructura de la *sella turcica* y forámenes circundantes. E, reconstrucción en vista dorsal y ventral del complejo parabasiésfenoides. a.p.b, abertura anterior primaria del canal vidiano, a.p.v, abertura posterior del canal vidiano, a.s.v, abertura anterior secundaria del canal vidiano, bo, basioccipital, b.p, base del proceso basipterigoideo, c.cer, foramen de la arteria carótida cerebral, c.v, canal vidiano, cid?, canal de pasaje para el nervio cid?, d.s, *dorsum sellae*, ot, otooccipital, p, parietal, pa-bs, parabasiésfenoides, pot, prootico, p.bp, proceso basipterigoideo, so, supraoccipital, st, supratemporal, s.t, *sella turcica*, V, foramen trigémino, VI, foramen nervio abducens, VII, foramen nervio facial.

dorsum sellae se encuentra bien elevado con respecto a la sella turcica. Otra marcada diferencia entre *Dinilysia* y los lagartos cuadrúpedos es la ausencia en esta serpiente de los sitios de inserción para el músculo retractor bulbi. Este músculo se inserta en la pared anterior que conforman la crista sellaris y el dorsum sellae, más específicamente en dos pequeñas fosas alojadas en el centro de esta pared, por encima de los forámenes correspondientes a la arteria carótida cerebral. Esta condición exhibida por *Dinilysia* es compartida con lagartos ápodos como *Dibamus* (Rieppel, 1984b), serpientes actuales, y los madtsoideos australianos *Yurlunggur* y *Wonambi* (Rieppel et al., 2002; Scanlon, 2003, 2005).

Gracias a la posibilidad de observar de manera dinámica cortes seriados del basi-paraesfenoides, se ha podido reconstruir parte del trayecto seguido por el sistema circulatorio y los diferentes nervios que inervan parte de la musculatura craneana (Fig. 45). *Dinilysia* muestra, en la parte anterolateral de la sella turcica, un foramen alojado en el borde ventrolateral de esta cavidad. Este foramen resulta ser el orificio de salida de un conducto oblicuamente dispuesto con respecto al plano sagital del cráneo, el cual continúa hasta contactarse con el canal vidiano, aproximadamente en el tercio posterior de éste. La arteria carótida cerebral, parte de la carótida interna, es el vaso encargado de irrigar a la hipófisis. En escamados actuales, esta arteria ingresa al cráneo a través de la apertura posterior del canal vidiano, para luego conectarse con la cavidad que contiene a la hipófisis (sella turcica) por medio de un conducto de corta longitud que se abre posterolateralmente (lagartos) o anterolateralmente (serpientes) a la sella turcica. De esta manera, considero que el foramen alojado en posición anterolateral a la sella turcica identificado en los ejemplares tomografiados de *Dinilysia* corresponde a la entrada de la arteria carótida cerebral a la cavidad encefálica. Esta disposición es similar a la presente en serpientes actuales, principalmente a la posición presente en *Anilius scytale* (Rieppel, 1979b: 418). Laterodorsal al foramen de la arteria carótida cerebral, se encuentra otro foramen, el cual es bien visible en vista dorsal. Este representa el extremo anterior de un conducto que

corre paralelamente al borde lateral de la sella turcica, perforando la crista sellaris y proyectándose bien por detrás del borde posterior de la sella turcica, donde posee un foramen observable en vista laterodorsal. Este conducto con sus salidas por detrás y lateralmente a la sella turcica es idéntico al presente en serpientes actuales, por el cual pasa el nervio abducens (VI), el cual inerva al músculo recto posterior del ojo (Auen y Langebartel, 1977). El conducto identificado como el encargado del pasaje del nervio abducens a través del basiesfenoides en *Dinilysia*, se encuentra lateralmente conectado, aproximadamente en su parte media, con otro conducto. Este conducto se dirige anterolateralmente, desembocando en el tercio anterior del canal vidiano. El nervio cid, encargado de inervar la musculatura de los derivados del constrictor internus dorsalis, reingresa al cráneo junto a venas originadas en el seno prootico. La reentrada a la cavidad encefálica se realiza a través de un pasaje alojado usualmente entre la sutura del basiesfenoides y el prootico; luego, este sale de la cavidad encefálica a través de la apertura anterior secundaria del canal vidiano. Esta condición, descrita por Rieppel (1979b) como presente en Anilioideos, se ajusta notablemente con la descripción hecha anteriormente para el conducto paralelo al conducto del nervio abducens (VI) de *Dinilysia*, por lo que es muy probable que este conducto corresponda con el del nervio cid. Sin embargo, debido a la no identificación de su reentrada, no es posible reconocer fehacientemente a éste como el encargado de transportar a este nervio, por lo que su asignación es tentativa. Ambos conductos correspondientes al nervio abducens (VI) se encuentran conectados por un conducto que se dispone por detrás de la sella turcica, y conecta a estos conductos aproximadamente en su parte medio-posterior. Justo por delante de este conducto conector se halla otro conducto, el cual se dispone entre el anteriormente descrito y la crista sellaris, aunque lamentablemente no ha sido posible identificar sus continuaciones laterales, imposibilitando su identificación.

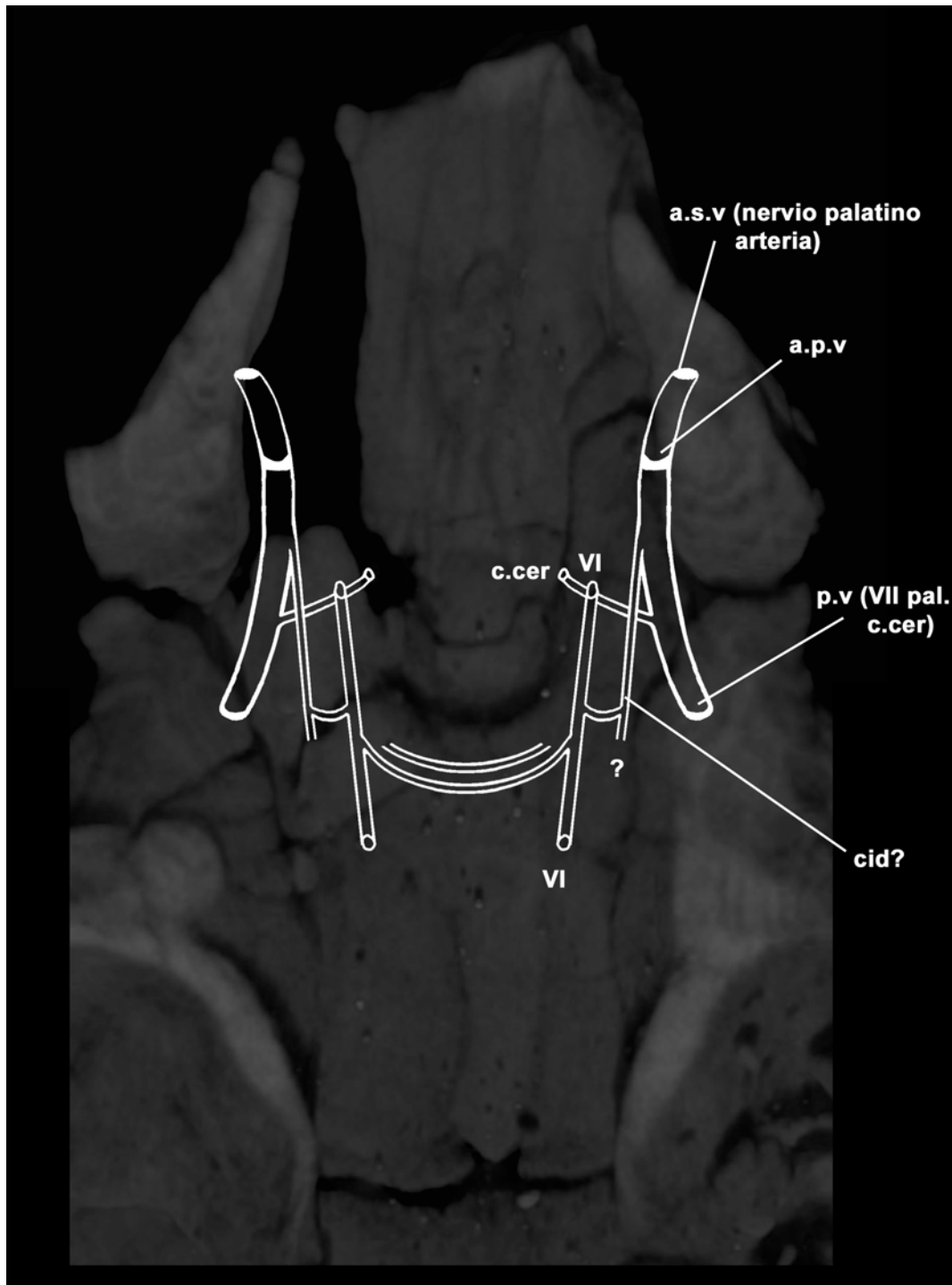


Figura 45. Reconstrucción de los principales conductos para el pasaje de nervios y vasos sanguíneos del basicráneo de *Dinilysia patagonica*. a.p.v, abertura anterior primaria del canal vidiano, a.s.v, abertura anterior secundaria del canal vidiano, cid?, canal de pasaje para el nervio cid?, c.cer, foramen de la arteria carótida cerebral, p.v, abertura posterior del canal vidiano, VI, nervio abducens.

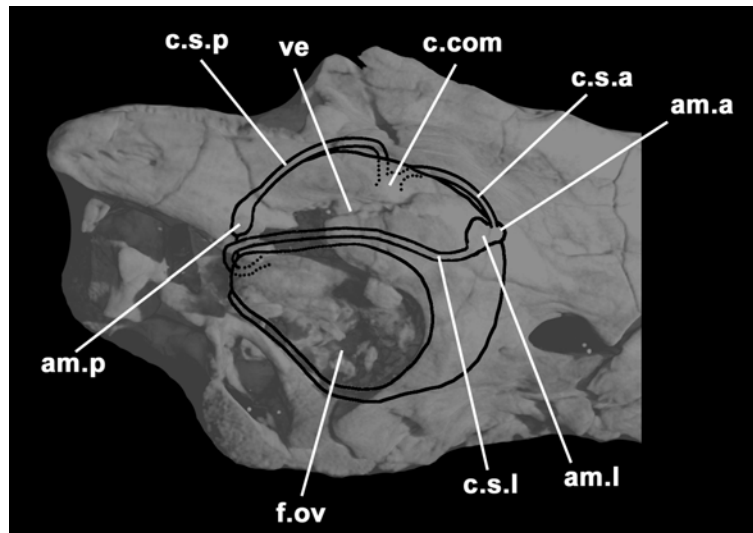
### *Oído interno*

En tetrápodos en general, el oído interno se encuentra constituido por una serie de cámaras y conductos interconectados y alojados dentro de la

cápsula otica. Dentro de este sistema, el cual constituye el laberinto óseo, se desarrollan una serie de canales y sacos de naturaleza membranosa, los cuales constituyen el laberinto otico y el laberinto periotico. Estos dos sistemas son los portadores del epitelio altamente modificado encargado de la recepción de las vibraciones y su posterior conversión en estímulos nerviosos.

A partir de las imágenes obtenidas mediante tomografía computada, se ha logrado reconstruir el laberinto óseo de *Dinilysia patagonica*, constituyendo así la única evidencia de esta importante región anatómica en serpientes fósiles.

El laberinto óseo de *Dinilysia* se caracteriza por su enorme tamaño (Fig. 46), el cual ha generado numerosas modificaciones con respecto a las serpientes actuales. Este se encuentra integrado dentro de los huesos prootico, otooccipital (sólo la región correspondiente con el opistótico), y en menor medida el supraoccipital. La estructura más sobresaliente es la cavidad vestibular, cuyo tamaño aporta la forma general al neurocráneo de *Dinilysia*. Esta enorme cavidad posee forma subesférica, estando achatada ventralmente. Esta configuración ventral se produce por la existencia de la cresta cisternal inferior, la cual marca el límite entre la cavidad vestibular y el receso coclear. Este receso, el cual es mucho más pequeño que la cavidad vestibular, se encuentra posteroventralmente a esta cavidad, exhibiendo una forma general ovoide achatada. El receso coclear posee una importante comunicación con el recessus scalae tympani, el cual se encuentra centralmente a este. Esta comunicación se realiza a través del foramen perilinfático, al igual que en serpientes actuales (excepto *Typhlops*; Rieppel, 1979a,b). Por su parte, la cavidad vestibular posee dos aberturas de comunicación extracapsular. Medialmente, se encuentra el foramen endolinfático, el cual comunica a la cavidad vestibular con la cavidad encefálica; lateroventralmente, se encuentra la enorme fenestra ovalis, obturada por el pie columelar de enorme tamaño.



**Figura 46.** Reconstrucción del laberinto óseo en vista lateral de *Dinilysia patagonica* (basado en los ejemplares MACN-RN 1013 y 1014). am.l, ampolla anterior, am.p, ampolla posterior, c. com, cruz comunis, c.s.a, canal semicircular anterior, c.s.l, canal semicircular lateral, c.s.p, canal semicircular posterior, f.ov, fenestra ovalis, ve, cavidad vestibular.

Debido al enorme tamaño de la cavidad vestibular, tanto los canales semicirculares como las cavidades que contuvieron a las ampollas se encuentran ubicados en el tercio superior de la cápsula otica. Anteriormente, se desarrollan dos pequeñas cavidades íntimamente conectadas en su parte media. La cavidad posterior, de mayor tamaño, resulta ser la encargada de haber rodeado a la ampolla lateral, mostrando un desarrollo dorsoventral conspicuo. El canal semicircular lateral nace en la región posterolateral de esta ampolla, recorriendo dorsalmente el borde dorsal de la fenestra ovalis. Este canal gira medialmente al llegar al borde posterior de la cavidad vestibular, y luego penetra esta misma cavidad en su parte medioposterior. La cavidad anterior a la cavidad de la ampolla lateral contuvo en vida a la ampolla anterior. Dorsalmente a esta cavidad nace el canal semicircular anterior, el cual se dirige dorsomedialmente hasta curvarse en el borde dorsal de la cavidad vestibular. En la región dorsomedial de esta cavidad, este canal se reúne con el canal semicircular posterior en el crus communis, por donde penetran en conjunto a la cavidad vestibular.

#### 4.4 Variaciones ontogenéticas postnatales en el esqueleto cefálico de *Dinilysia patagonica*

El estudio del desarrollo postnatal de escamados ha demostrado ser una herramienta sumamente importante para comprender el rol de la osteogénesis (la mineralización de los precursores cartilagosos y membranosos del esqueleto) en la aparición y transformación de rasgos esqueléticos filogenéticamente útiles. Sin embargo, hasta el momento es muy poco lo que sabemos acerca de la osteogénesis en la etapa postnatal de escamados. Desde hace ya algunos años, han sido realizados una serie de trabajos acerca del desarrollo postnatal de lagartos, los cuales han demostrado la relevancia de los cambios producidos en esta etapa de la ontogenia en la sistemática de los lepidosaurios (Rieppel, 1992a,b; Barahona y Barbadillo, 1998; Maisano, 2001, 2002a,b,c).

Sin embargo, virtualmente desconocemos los patrones osteogénéticos postnatales en uno de los grupos más importantes de Squamata actuales, las serpientes. Hasta el momento, sólo contamos en la literatura con muy poca información acerca de cambios producidos durante los primeros estadios postnatales, los cuales constituyen escuetos comentarios en trabajos aplicados principalmente al desarrollo prenatal (Parker, 1878; Boughner et al., 2007). Lógicamente, este panorama es aún peor para las serpientes fósiles a causa de su extremadamente sesgado registro fósil, sumado al hecho de que sólo en muy contadas excepciones (e.g. Evans y Wang, 2007) se preservan individuos juveniles de escamados fósiles. Así, desconocemos por completo los efectos de la osteogénesis postnatal en grupos de serpientes extintas.

Como resultado de la revisión de los ejemplares de serpientes fósiles existentes en las colecciones del Museo Argentino de Ciencias Naturales, se halló un pequeño cráneo (MACN-N 104) cubierto en gran medida por sedimento, el cual había sido previamente catalogado como *Patagopterox* sp. (ave hallada en la Fm. Bajo de La Carpa). Luego de una inspección minuciosa de las regiones expuestas de este ejemplar, se hizo evidente la

filiación de este pequeño ejemplar con las serpientes, por lo que fue encarada la preparación técnica del mismo por el Técnico Santiago Reuil, el cual ha desarrollado una más que destacable labor. Luego de este proceso, se vio reforzada la filiación con las serpientes de este pequeño ejemplar, y lo que es más interesante aún, la posibilidad de que dicho ejemplar constituya un ejemplar juvenil. Así, el ejemplar MACN-N 104 representa una oportunidad única para poder realizar un análisis sobre la ontogenia de una serpiente fósil.

### ***Procedencia geográfica y estratigráfica***

El ejemplar en cuestión (MACN-N 104) fue colectado en el año 1982 muy probablemente por el profesor De Ferraris en los afloramientos de la localidad del playón de la UNC, ciudad de Neuquén, Argentina. En esta famosa localidad dada a conocer principalmente por el Dr. Bonaparte (1991) se encuentran expuestas rocas Cretácicas asignadas a la Formación Bajo de la Carpa (Santoniano; Bonaparte, 1991; Hugo y Leanza, 2001b). Por lo tanto, se asigna una edad Santoniana (Cretácico superior) a este espécimen.

### ***Determinación del material***

El ejemplar MACN-N 104 consiste de la mitad posterior de un cráneo de pequeñas dimensiones, el cual se ha conservado hasta la mitad posterior del cráneo, justo por detrás del borde anterior del foramen trigémino, conservando también las dos hemimandíbulas en articulación, preservadas hasta la altura de la articulación angular-esplenial. El neurocráneo está prácticamente completo, sólo faltando una pequeña porción izquierda del supraoccipital (la cual se encuentra erodada) y el complejo basi-paraesfenoides. Es posible realizar una determinación fehaciente del ejemplar MACN-N 104, asignándolo a la especie *Dinilysia patagonica* Smith Woodward por el siguiente conjunto de caracteres: estructura del hueso cuadrado en forma de “?”, exposición dorsal del proótico (entre el hueso supratemporal, supraoccipital y el parietal), proceso dorsal anterior (*processus alaris*) del proótico en forma de “pié”, ausencia de



lateroesfenoides, región paraoccipital (i.e. parte posterior del supratemporal+opistotico) bien proyectada caudalmente, y fenestra ovalis de gran tamaño (i.e. diámetro 1 y 1/2 veces el diámetro del foramen magnum). Además, la estructura de la región posterior del hueso compuesto es idéntica a esta misma especie. De esta manera considero que el ejemplar MACN-N 104 no constituye un nuevo taxón sino todo lo contrario, es asignado como un ejemplar juvenil de la especie *Dinilysia patagonica*.

Otra importante fuente de información para este análisis ontogenético es el espécimen MLP 71-VII-29-1. Este material, el cual fue colectado por Santiago Roth a fines del siglo XIX, probablemente fue extraído de capas pertenecientes a la Formación Bajo de la Carpa (Santoniano) en la localidad de Boca del Sapo, provincia del Neuquén (Ver discusión acerca de la localidad en Cap 5.1). Este material consiste de un pequeño neurocráneo mal preservado, el cual fue considerado por Albino (1989) como material referido de un nuevo taxón, aunque luego fuera determinado como *Dinilysia patagonica* (Caldwell & Albino, 2002). Albino (1989: 90) enumera una serie de características presentes en el ejemplar MLP 71-VII-29-1 y compartidas con *Dinilysia patagonica*, a saber:

- La constitución de la región paraoccipital del cráneo (proceso paraoccipital del otooccipital aplicado a lo largo del supratemporal)
- El gran tamaño de la fenestra oval y el pie columelar
- La ausencia de lateroesfenoides (= foramen trigémino simple)
- La posición baja de la “fenestra redonda” (en realidad apertura lateralis recessus scalae tympani)
- Ausencia de crista circumfenestralis (imposible de determinar debido al estado de conservación del material)
- Forma de la sutura basi-paraesfenoides y basioccipital
- Ubicación lateral del proceso basipterigoideo (ausente en el ejemplar!?)
- Constricción a nivel de la región ótica

De estos rasgos observados por esta autora, considero que los primeros cuatro pueden ser considerados como compartidos con *D. patagonica*, por lo

que considero al ejemplar MLP 71-VII-29-1 un individuo juvenil de esta especie de serpiente.

Debido al total desconocimiento acerca del desarrollo postnatal en serpientes, he utilizado material osteológico de ejemplares juveniles y adultos de distintas especies actuales de serpientes para tratar de observar patrones y/o cambios producidos por la osteogénesis durante la etapa postnatal. Para ello he seleccionado ejemplares de las siguientes especies, las cuales representan (aunque de manera parcial) los grupos más importantes de serpientes actuales: *Typhlops brongersmianus* (Scolophoridae, Typhlopidae); *Anilius scytale* (Alethinophidia, Anilioidea); *Boa constrictor* (Alethinophidia, Booidea); *Crotalus durissus* (Alethinophidia, Colubroidea).

### ***Descripción***

La sección descriptiva de este capítulo se basará principalmente en el ejemplar MACN-N 104 (Fig. 47), aunque parte de esta será completada con observaciones del ejemplar MLP 71-VII-29-1 (Fig. 48).

En general, ambos ejemplares muestran un aspecto globoso del basicráneo, característica compartida con individuos juveniles de otros escamados debido al desarrollo temprano de las cápsulas óticas y el encéfalo. Además, es muy notoria la constricción preótica, la cual se encuentra mucho más marcada que en los ejemplares adultos.

- *Parietal*

Del parietal se ha conservado la región posterior hasta un poco por delante del borde anterior del foramen trigémino, mientras que de la región anterior sólo se ha preservado una pequeña porción del proceso descendente derecho. Dorsalmente, se observa la cresta sagital apenas desarrollada sólo en la región que se encuentra a la altura de la constricción preótica, existiendo una superficie lisa hacia la región posterior del parietal (Fig. 47A). Al igual

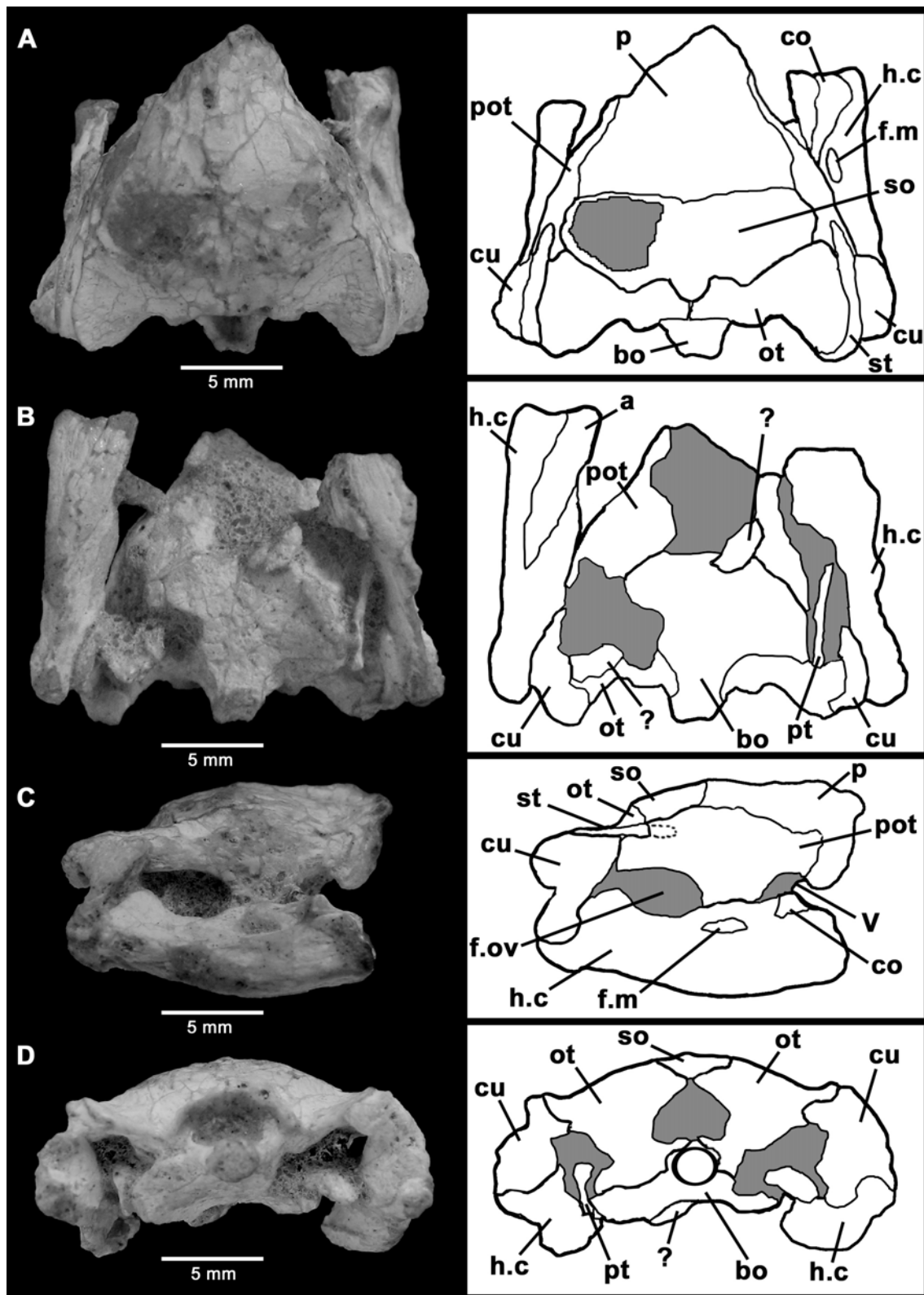


Figura 47. *Dinilysia patagonica*, ejemplar MACN-N 104. A, vista dorsal; B, vista ventral; C, vista lateral; D, vista posterior. bo, hueso basioccipital, c, columela, c.i, crista interfenestralis, c.o, cóndilo occipital, c.pro, crista prootica, bs-ps, basi-paraesfenoides, ot, otoccipital, p, parietal, pot, prootico, so, supraoccipital, st, supratemporal. Las regiones sombreadas representan sedimento.

que en los individuos adultos, la región conservada del proceso descendente derecho genera en su borde posterior una escotadura bien marcada, la cual recibe al proceso dorsal anterior (processus alaris) del proótico, justo por delante del foramen trigémino (V). Gracias al escaso desarrollo del proceso supratemporal del parietal, y en general del borde posterior del mismo, no existe un contacto neto con el supratemporal, rasgo que contrasta claramente con el extenso contacto dorsoposterior que poseen estos dos huesos en los ejemplares adultos. Este escaso desarrollo del borde dorsoposterior y del proceso supratemporal del parietal permite una mayor exposición dorsal de la región anterior (i.e. processus alaris) del proótico (Fig. 47C). Esta condición difiere de la presente en ejemplares adultos (e.g. MACN-RN 1014), en los cuales la región dorsolateral del parietal que contacta con el proótico se encuentra más desarrollado lateralmente, y el borde lateral del proceso supratemporal contacta a la región anterior del supratemporal, produciendo que el área dorsal expuesta del proótico sólo quede restringida a una pequeña “astilla” (ver más abajo). En la región anteroventral del parietal, los individuos adultos de *Dinilysia patagonica* poseen un conspicuo proceso en forma de ala, el cual también ha sido identificado en el madtsoideo australiano *Wonambi naracoortensis* (Scanlon, 2005). Debido al deficiente estado de conservación de esta región del ejemplar MACN-N 104 no es posible observar la presencia de esta estructura. Sin embargo, la región posteroventral izquierda del ejemplar MLP 71-VII-29-1 se encuentra mejor preservada, mostrando una cresta longitudinalmente dispuesta, justo por delante del foramen trigémino y por encima de la sutura entre parietal y basi-paiesfenoides. Esta cresta se encuentra en la misma posición que el proceso alar presente en los ejemplares adultos, diferenciándose sólo por su menor extensión lateral, lo que sugiere la presencia de este proceso alar del parietal en los ejemplares juveniles de *Dinilysia patagonica*.

- *Supraoccipital*

El supraoccipital del ejemplar MACN-N 104 es un hueso impar similar al presente en individuos adultos. Este presenta una conformación en forma de "alas desplegadas", con un borde anterior extenso y relativamente recto que está en contacto en su totalidad con el borde posterior recto del parietal (Fig. 47A). El borde posterior contacta al otooccipital en una sutura en forma de cuña, con la punta de la misma dirigida caudalmente, disponiéndose entre los dos *tekti exoccipitalis* de ambos otooccipitales. Sin embargo, existen ciertas diferencias significativas con respecto a los individuos adultos. Dorsalmente, los ejemplares adultos exhiben una conspicua cresta sagital que se continúa con la cresta homónima del parietal y otra transversal a esta última, las cuales generan sendas cavidades para la inserción de musculatura cervico-craneal. Esta condición es muy diferente de la presente en el ejemplar MACN-N 104, el cual presenta la superficie dorsal del supraoccipital lisa. Otra diferencia con las formas adultas es una mayor área de exposición dorsal. Este incremento en la exposición puede explicarse a partir de la observación de las imágenes producidas mediante el CT Scan, las cuales muestran que en las formas adultas el borde posterior del parietal crece en dirección posterior encima del sector anterior del supraoccipital, generando un importante solapamiento sobre este hueso y así reduciendo la exposición dorsal del supraoccipital.

- *Supratemporal*

Este hueso es muy similar al presente en ejemplares adultos, exhibiendo una morfología laminar y dispuesto más o menos paralelamente al plano sagital del cráneo. El supratemporal se extiende a lo largo de todo el proceso paraoccipital del otooccipital, alojándose anteriormente en una marcada muesca excavada en la región dorsoposterior del prootico. Sin embargo, carece de contacto con el parietal anteriormente (ver más arriba), además de carecer de la cresta lateral alojada en la región media del

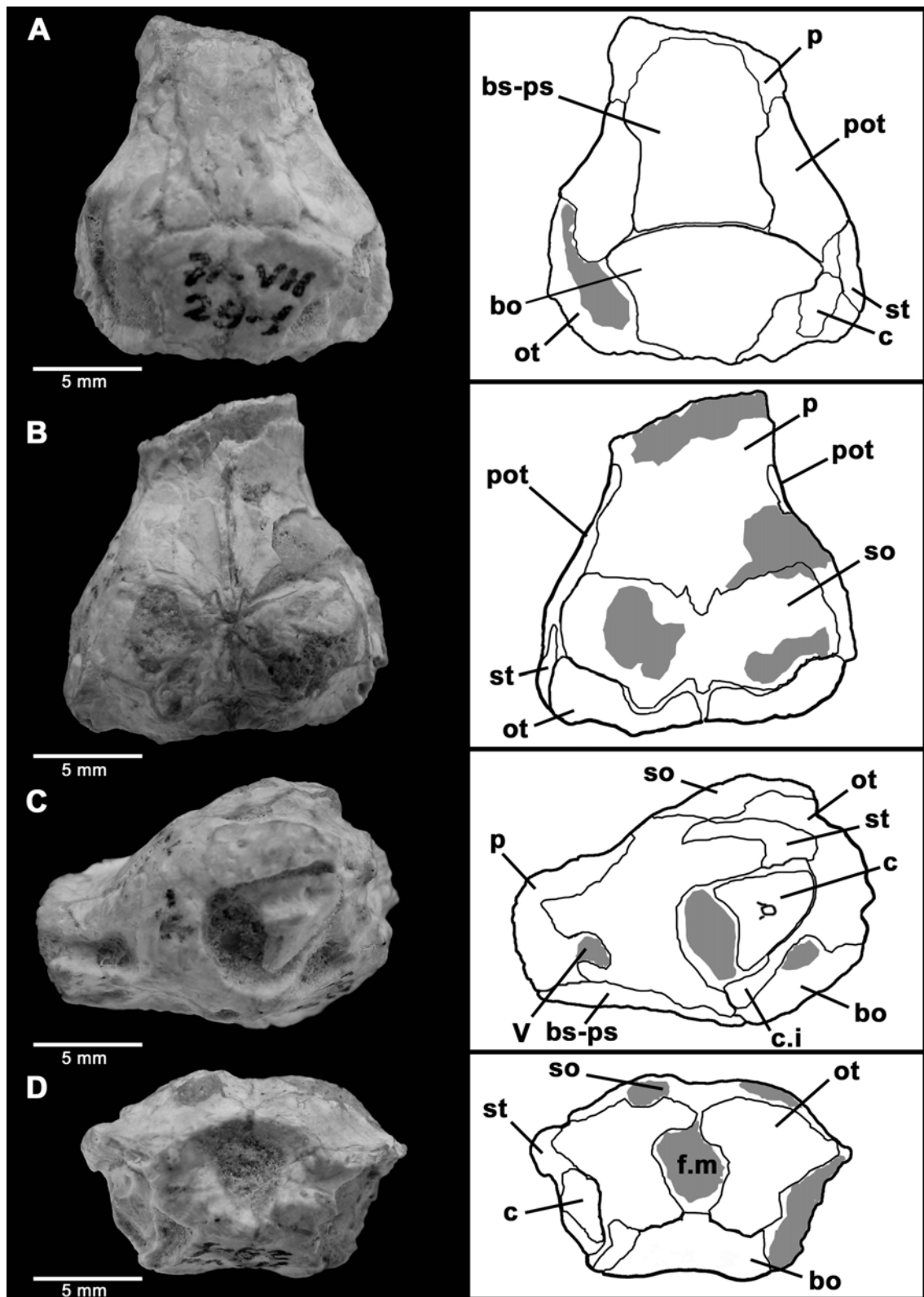


Figura 48. *Dinilysia patagonica*, ejemplar MLP 71-VII-29-1. A, vista dorsal; B, vista ventral; C, vista lateral; D, vista posterior. Las regiones sombreadas están ausentes. bo, basioccipital, c, columela, c.i, crista interfenestralis, bs-ps, basi-paraesfenoides, f.m, foramen magnum, ot, otoccipital, p, parietal, pot, prootico, so, supraoccipital, st, supratemporal, V, foramen para el n. trigémino. Las regiones sombreadas representan sedimento.

supratemporal en ejemplares adultos. Posteriormente, el supratemporal se encuentra alojado ventralmente al proceso paraoccipital, encontrándose en una posición paralela al plano frontal del cráneo (Fig. 47D).

- *Pterigoides*

Se ha conservado un pequeño fragmento del pterigoides izquierdo (Fig. 47B). Este corresponde con la parte posterior de la rama cuadrada de este hueso. Presenta la típica morfología presente en los ejemplares adultos de *D. patagonica* y Anilioideos, siendo el hueso pterigoides en esta región alto dorsoventralmente y fuertemente comprimido transversalmente. En el extremo caudal éste reduce su altura, finalizando en un extremo aguzado (área de contacto con el cuadrado?) con su ápice redondeado, al igual que en los ejemplares adultos.

- *Basioccipital*

Este hueso se encuentra prácticamente completo, estando fragmentado sólo en la región del tubérculo esenooccipital derecho; dicho fragmento se encuentra alojado más posteriormente. Este hueso posee una configuración en forma de abanico, con su superficie ventral netamente cóncava. El cóndilo occipital se encuentra erodado distalmente, aunque es posible determinar que el mismo se encuentra conformado por el basioccipital y los dos otooccipitales. La única diferencia con los ejemplares adultos es el menor desarrollo del tubérculo esenooccipital, los cuales se encuentran fuertemente proyectados en los ejemplares adultos (e.g. MACN-RN 1014).

- *Otooccipital*

Ambos otooccipitales se encuentran prácticamente completos. El proceso condilar se proyecta posteriormente, alojándose en la superficie dorsolateral del proceso condilar del basioccipital. Dorsolateralmente al cóndilo occipital, se puede distinguir al menos un foramen correspondiente a la salida del n. hipogloso (XII). Debido al estado de preservación del ejemplar no es posible determinar el número de estos forámenes, ya que en

los adultos pueden ser hasta tres forámenes independientes alojados muy cercanamente en un receso poco profundo. Debido a que el otooccipital no se proyecta lateralmente hacia la región de la fenestra ovalis, el receso yuxtaestapedial se encuentra abierto caudalmente, al igual que en los ejemplares adultos de *D. patagonica*. Ventralmente a la zona comprendida entre el foramen hipogloso y la *fenestra ovalis*, se aprecia un borde redondeado que llega a contactar anterolateralmente al tubérculo esenooccipital, conformando así la crista tuberalis en el ejemplar MACN-N 104. Esta condición difiere de la presente en ejemplares adultos (MACN-RN 1014, MACN-N 26), los cuales presentan un proceso cuadrangular dirigido caudalmente. Dorsalmente, los tecti exoccipitales contactan entre sí en la línea media, cerrando dorsalmente al foramen magnum. Sin embargo, el desarrollo de las crestas atlantales es muy escaso, contra un mayor desarrollo que presentan estas crestas en los ejemplares adultos. Dorsalmente, el otooccipital contacta al supraoccipital mediante una sutura dirigida anterolateralmente; justo entre el extremo anterior de esta sutura y el inicio del proceso paraoccipital se encuentra una depresión bien marcada, lo cual acentúa el aspecto "globoso" del neurocráneo (Fig. 47A-B). El proceso paraoccipital se dirige caudolateralmente; éste tiene forma de lengüeta, y su extremo caudal se encuentra en la misma línea del extremo caudal del cóndilo occipital, mientras en los ejemplares adultos el proceso paraoccipital supera ampliamente la línea transversal determinada por el cóndilo occipital.

- *Proótico*

Ambos proóticos se han preservado de manera incompleta, aunque el proótico derecho es el más completo, careciendo sólo del proceso anterior ventral. El proceso anterior dorsal (*procesus alaris*) exhibe una conformación en forma de "pié" al igual que los ejemplares adultos, conformando junto a la muesca producida por el proceso descendente del parietal un contacto extenso en forma de cuña. El foramen tigémino (V) se encuentra formado por una abertura única al igual que las formas adultas, no existiendo



indicios de lateroesfenoides (Fig. 47C), contrastando así con la condición dividida presente en los Alethinophidia. Debido a que el proceso anterior ventral del proótico no se ha conservado, no es posible determinar si el parietal participaba o no del cierre anterior del foramen trigémino. En las formas adultas (ver Cap. 5.1), el proceso anterior ventral posee una extensión anterodorsal que se aplica sobre el borde posterior del proceso descendente del parietal, y casi tocando el extremo ventral del proceso anterior dorsal, por lo que el foramen trigémino queda conformado principalmente por el hueso proótico, y por el parietal (contra Estes et al., 1970; esta tesis). Esta condición no puede ser constatada en el ejemplar MACN-N 104. Sin embargo, el ejemplar MLP 71-VII-29-1 conserva la región del foramen trigémino derecho en buen estado, mostrando que la prolongación más anterior del proceso anterior ventral del proótico posee una menor extensión en este individuo juvenil, por lo que el parietal participa de la conformación del foramen trigémino en su sector anteroventral. No puede ser determinada la existencia de crista proótica, debido a que no se encuentran presentes ninguna de las dos columelas y al pobre desarrollo de ésta en los ejemplares adultos (contra Caldwell y Albino, 2002; esta tesis). Dorsalmente, se puede apreciar el contacto entre proótico y los distintos huesos que conforman el techo del neurocráneo (i.e. parietal, supraoccipital, supratemporal), mostrando un mayor contacto de este hueso con el borde lateral del supraoccipital, el cual se ve drásticamente reducido en los ejemplares adultos debido al desarrollo del proceso supratemporal del parietal. Del lado derecho, más específicamente en el sector dorsoposterior, puede apreciarse una profunda muesca para alojar al sector más anterior del supratemporal derecho, el cual se encuentra roto en dicho sector. De esta manera, el proótico encuentra una notable mayor exposición dorsal que en los ejemplares adultos y contrastando con la condición presente en los ejemplares adultos. En las formas adultas de *Dinilysia patagonica*, como así también en *Najash rionegrina* (Cap. 4) y algunos Anilioideos (*Anilius scyale* y *Cylindrophis*), sólo un pequeño sector del proótico se encuentra dorsalmente expuesto entre los huesos parietal, supratemporal,

supraoccipital y otooccipital, el cual corresponde con la estructura denominada “prootic sliver” por Estes et al. (1970).

- *Cuadrado*

Ambos cuadrados se encuentran articulados en posición de vida, siendo el cuadrado derecho el que se ha preservado más satisfactoriamente. Al igual que Anilioideos y ejemplares adultos de esta especie, posee forma de "?" debido a la corta extensión longitudinal del cuerpo del mismo y al gran desarrollo anteroposterior del cóndilo cefálico (Fig. 47C). En vista posterior es posible apreciar que la región media del cuadrado posee un importante desarrollo transversal, dando un aspecto cuadrangular al hueso. En ejemplares adultos, el borde anterolateral del cuerpo del cuadrado posee una cresta de orientación vertical, la cual se encuentra ausente en el ejemplar MACN-N 104, aunque no se descarta que esta ausencia se pueda deber a un artefacto de conservación. El amplio cóndilo cefálico se aplica sobre toda la superficie lateral del sector posterior del supratemporal, contactando a éste elemento mediante toda su cara medial. Una característica remarcable del cuadrado en los especímenes adultos de *Dinilysia patagonica* es la morfología y extensión del proceso supraestapedial. Este proceso, el cual rodea y cubre la región más posterior del supratemporal (ver para más detalle Cap 5.1 de esta tesis), se encuentra conformado por una importante extensión caudomedial del cóndilo cefálico, la cual entra claramente en contacto con el sector más posterior del supratemporal mediante su cara dorsal (interna) de naturaleza cóncava, alojando a la superficie convexa del sector caudal del supratemporal. Una situación similar exhibe el cuadrado derecho del ejemplar MACN-N 104. En este espécimen el proceso supraestapedial se encuentra conformado por la extensión caudal del cóndilo cefálico, formada en este caso por una estructura ósea redondeada dirigida medioventralmente, y aplicada sobre el sector caudal del supratemporal mediante su cara dorsal (interna), existiendo una marcada constricción y/o sutura entre la región principal del cóndilo cefálico y la región posteromedial de éste. Además, esta región posee un menor desarrollo en comparación con

el proceso supraestapedial presente en adultos, en los cuales la región posteromedial del cóndilo cefálico se presenta como una estructura ósea masiva indistinguible del resto del hueso cuadrado.

- *Columela*

Sólo se ha preservado la mitad posterior de la columela izquierda del ejemplar MLP 71-VII-29-1, pudiéndose observar detalles del pie columelar y de la región proximal de la vara columelar (Fig. 48C). Más allá del estado de preservación, es posible aseverar que el pie columelar muestra las características presentes en los individuos adultos, esto es, un gran tamaño y forma relativamente triangular. El extremo posterior del pie columelar posee un área de contacto bien definida en su región dorsal con el otooccipital. Este tipo de contacto columela-neurocráneo se encuentra presente en serpientes basales (*Najash*, escolecofidios, Anilioideos) y en los adultos de *Dinilysia patagonica*. La presencia de este carácter en el ejemplar MLP 71-VII-29-1 sugiere que este contacto columela-neurocráneo ya se encuentra presente en estadios postnatales tempranos. La región conservada de la vara columelar muestra que ésta se originaba en la región media del pie columelar, proyectándose lateroposteriormente. No es posible determinar la extensión de la vara columelar ni la existencia de osificaciones independientes.

- *Mandíbula*

Se encuentran presentes ambas hemimandíbulas incompletas, aunque la hemimandíbula derecha se encuentra en mejor estado de preservación. De la misma se han conservado la parte posterior del hueso angular, gran parte del coronoides, y del hueso compuesto sólo la porción posterior al foramen mandibular (Fig. 47C). El hueso compuesto posee similares características a las presentes en los adultos de *D. patagonica*, como ser una reducida fosa mandibular conformada medialmente por una

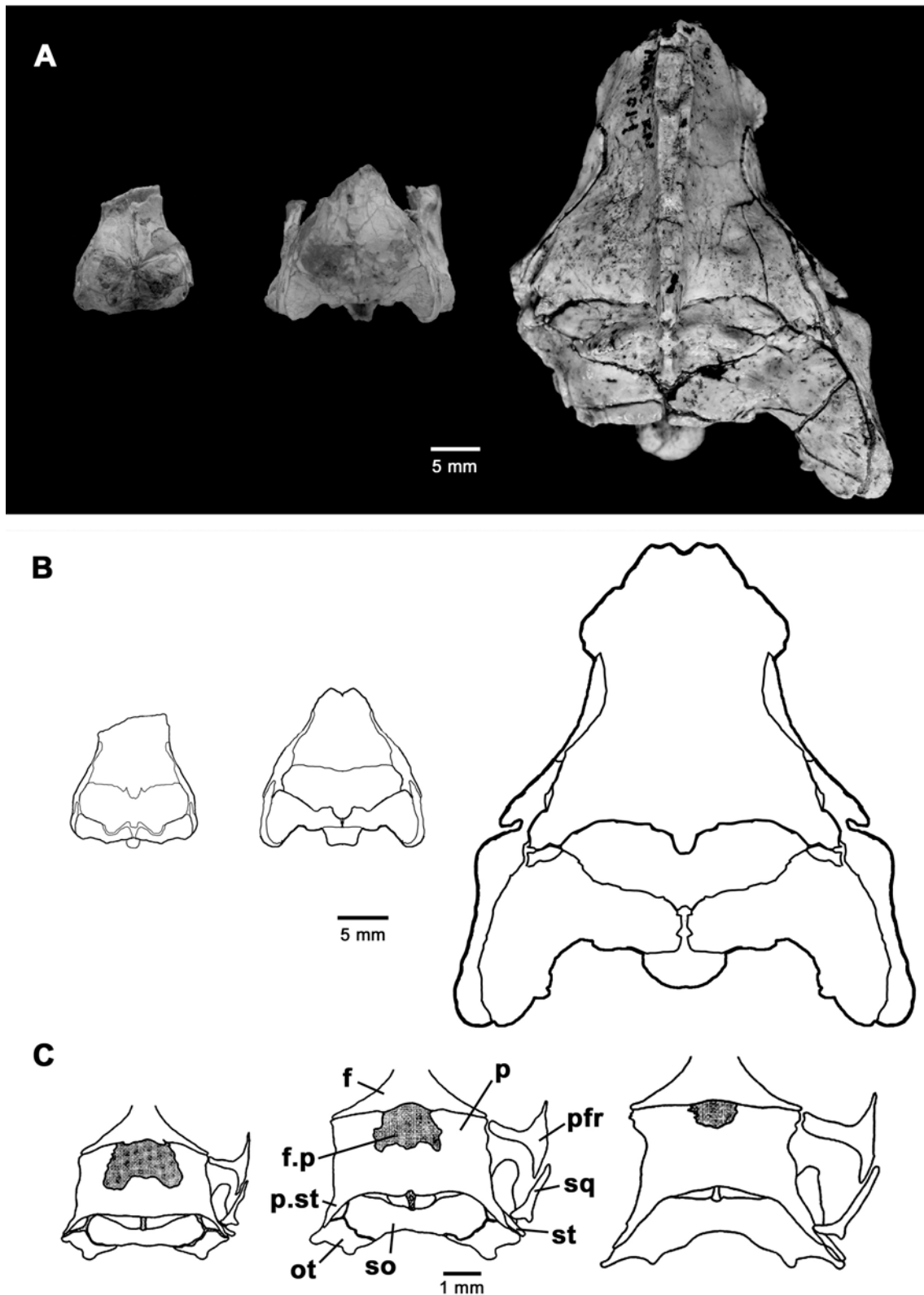


Figura 49. A, B, Los tres estadios postnatales de *Dinilysia patagonica* analizados en este capítulo. De izquierda a derecha: MLP 71-VII-29-1, MACN-N-104, MACN-RN 1014. C, Tres estadios postnatales en *Callisaurus draconoides* (Iguania) (modificado de Maisano, 2001). De izquierda a derecha: 34,2 mm, 47,2 mm, 65,3 mm (longitud tomada desde el extremo anterior de la región narial hasta la segunda vértebra sacra).

fuerte cresta surangular; dicha cresta se continúa posteriormente con una cresta de gran desarrollo dorsal la cual conforma el borde anterior de la cavidad glenoidea. Esta se encuentra ampliamente desarrollada medialmente, alojando al sector medial del cóndilo del cuadrado, el cual exhibe una importante expansión en el sector más medial del mismo. El proceso retroarticular se encuentra poco proyectado caudalmente, siendo una estructura robusta y de aspecto romo. El sector lateral del hueso compuesto es liso en su sector más anterior, a diferencia de los ejemplares adultos de *D. patagonica* (MACN-RN 1013) donde el hueso compuesto posee forma tubular (i.e. convexa) en este sector de la mandíbula. El hueso coronoides posee las mismas características que los ejemplares adultos, conservándose el proceso posterior proyectado hasta el borde anterior de la fosa mandibular, y un proceso coronoides curvado lateralmente similar al presente en las formas adultas (Caldwell y Calvo, 2008). El hueso angular se encuentra representado sólo por una pequeña porción ósea en forma de cuña, dirigida caudalmente y alojándose en una muesca esculpida en el hueso compuesto.

#### 4.4 Discusión

Gracias a la revisión efectuada en esta tesis de los ejemplares existentes, se han podido reconocer varios caracteres anatómicos novedosos pertenecientes al cráneo de *Dinilysia patagonica*, ampliando considerablemente el conocimiento acerca de la anatomía craneana de este relevante taxón Mesozoico.

##### ***Morfología externa***

Algunos caracteres como la ausencia de lámina vertical (medial) del nasal, el tipo de contacto entre vomer y palatino similar al presente en otros Squamata, lámina anterior del prefrontal ausente, y la articulación entre la columela y el otooccipital, han sido reconocidos por primera vez y extensamente descriptos en las primeras secciones del Capítulo 4.

Desde su publicación a fines del siglo XIX, numerosos investigadores han realizado comentarios y/o revisiones acerca de la anatomía de *Dinilysia patagonica*, utilizando en su mayoría el ejemplar holotipo de esta especie, el cual constituyó el único cráneo hasta los descubrimientos efectuados por el Dr. Bonaparte a fines del siglo XX. Algunos caracteres planteados por estos autores permanecen aún hoy discutidos, por lo que a continuación se intentará dilucidar la naturaleza de los mismos bajo la luz de la revisión anatómica efectuada en este capítulo.

### *Crista circumfenestralis*

La ausencia o presencia de esta compleja estructura en el neurocráneo de *Dinilysia* ha sido discutida en varias ocasiones. Estes et al. (1970) en su redescrición del material holotipo (MLP 26-410) de *Dinilysia patagonica*, describen la región ótica carente de crista circumfenestralis. McDowell (1974, 1975; 1987) sigue la opinión de estos autores, sugiriendo la ausencia de esta estructura. Rieppel (1979c) asevera que esta estructura no se encuentra presente, aunque a través de sus observaciones de serpientes actuales (entre las cuales observa reducciones considerables de la crista circumfenestralis), sugiere la posibilidad de que esta falta esta estructura en *Dinilysia* se pueda deber a una condición reducida (condición apomórfica) y no a una ausencia. En la destacada contribución de Rage (1984) sobre las serpientes fósiles, este autor propone por primera vez que la crista circumfenestralis se encuentra presente en *Dinilysia*, aunque esta inferencia no contó con mayores precisiones. Rieppel (1988) en su revisión acerca del origen de las serpientes, cita a Rage (1984: 68) para concluir que esta estructura se encuentra presente en *Dinilysia*, citando que esta observación de Rage estuvo basada en nuevo material (Rieppel, 1988: 90); llamativamente, los nuevos especímenes de *Dinilysia* fueron hallados en la década de 1990, o sea, a posteriori de la publicación del trabajo del Dr. Rage. Ya con nuevos materiales craneanos disponibles, Caldwell y Albino (2002) y Caldwell y Calvo (2008) descartan categóricamente la presencia de crista circumfenestralis en *Dinilysia*. Además, Lee y Scanlon (2002: 345), Scanlon

(2006: información suplementaria), y Apesteguia y Zaher (2006: información suplementaria) codifican como presente la crista circumfenestralis en *Dinilysia*.

Antes de analizar directamente la ausencia o presencia de esta estructura en *Dinilysia*, es pertinente definir correctamente a la crista circumfenestralis, ya que como se verá, existe una notable confusión en la bibliografía con respecto a esta estructura. La primer definición de crista circumfenestralis fue realizada por Baird (1960), definiendo a la crista circumfenestralis como el anillo óseo dispuesto alrededor de la fenestra vestibuli, formado por el prootico y el otooccipital y que encierra al receso yuxtaestapedial. Luego, Estes et al. (1970) delimita dicha estructura sólo a la crista tuberalis de los saurios, la cual según estos autores cubre en parte a la fenestra vestibuli y completamente a la fenestra rotunda (i.e. apertura lateralis recessus scalae tympani). McDowell (1974) en su definición de *Scolecophidia*, define a la crista circumfenestralis como la modificación del tubérculo esenooccipital que encierra el saco perilinfático junto a la fenestra vestibuli y al pie columelar. Rieppel (1979b,c) sigue la definición hecha por Baird, aunque considerando que toda la estructura es homóloga a la crista tuberalis (siguiendo lo dicho por Estes et al. [1970]). Wever (1978) sólo menciona que el pie columelar se encuentra encerrado en una cavidad (receso pericapsular), la cual se encuentra conformada lateralmente por una membrana fijada a una pared ósea (=crista circumfenestralis).

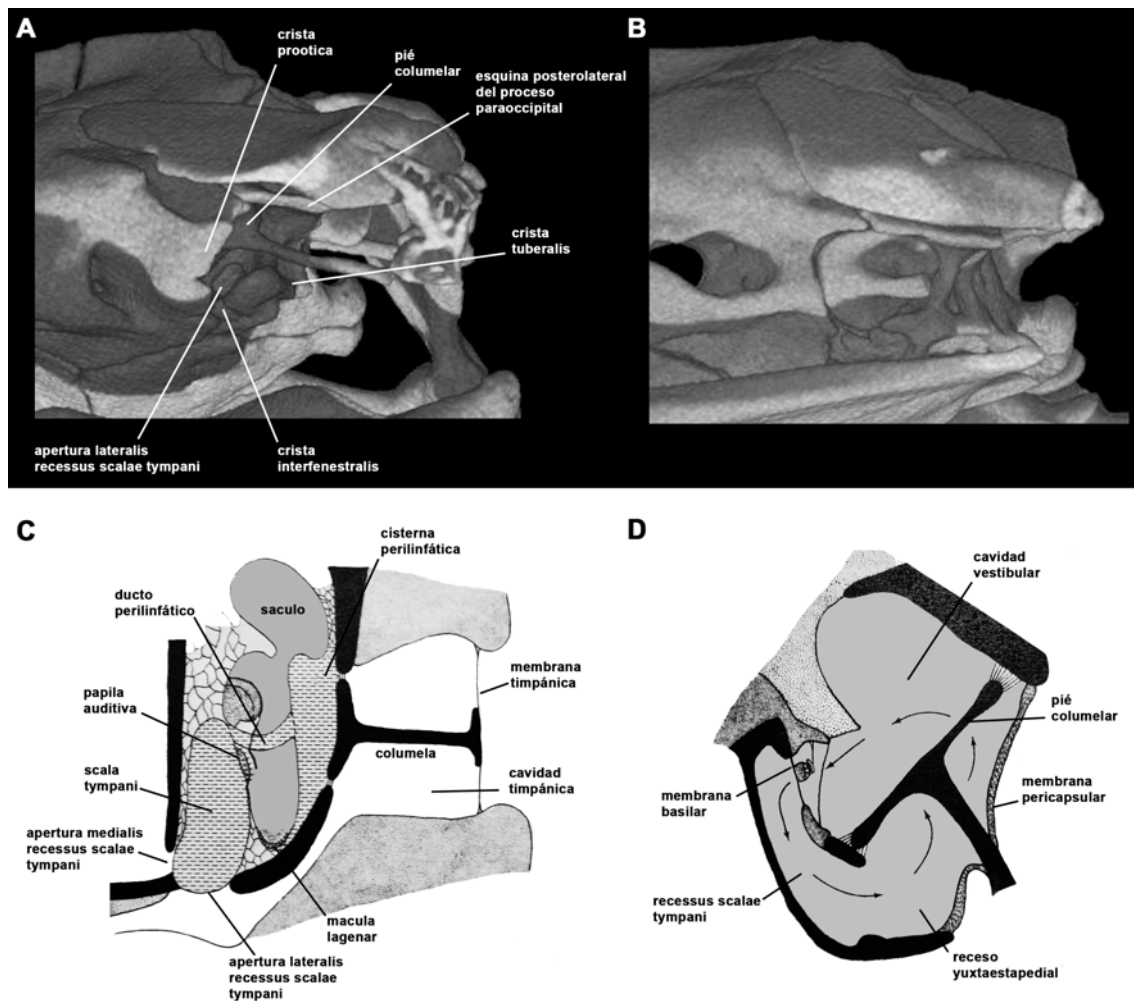
Debido a esta falta de definición clara, se propone definir a la crista circumfenestralis como el reborde óseo que se halla alrededor del pie columelar en serpientes, y que se encuentra conformado por la crista prootica del prootico en la región anterodorsal, la esquina posterolateral del vestigial proceso paraoccipital del otooccipital (de acuerdo con McDowell, 1987: 9) en la región posterodorsal, la crista tuberalis en la región posteroventral, y la crista interfenestralis del otooccipital en la región ventral. Este conjunto de estructuras encierra a la fenestra vestibuli y a la apertura lateralis recessus scalae tympani en todas las serpientes vivientes (Baird, 1970; Wever, 1978). Con respecto a la apertura lateralis recessus

scalae tympani, algunos autores (e.g. Scanlon, 2005) confunden esta estructura con la fenestra pseudorotunda, la cual es exclusiva de *Anilius*, *Cylindrophis* y los Uropeltidae (excepto *Pseudotyphlops* [Rieppel y Zaher, 2002]), como resultado de que el canal perilinfático no desemboca en el techo del recessus scalae tympani sino en el receso yuxtaestapedial (ver Rieppel, 1979b). En serpientes actuales, puede observarse una notable diversidad en el desarrollo de la crista circumfenestralis, existiendo especies en las cuales el desarrollo de esta oculta totalmente al pie columelar (e.g. *Typhlops*, *Natrix*), mientras en otras el desarrollo es escaso, permitiendo observar la fenestra vestibuli y el pie columelar casi en su totalidad (e.g. *Xenopeltis*, *Lichanura*).

Esta cresta sostiene en vida a la membrana pericapsular (Baird, 1960, 1970; Wever, 1978), la cual se encuentra lateralmente al pie columelar, cerrando así al receso yuxtaestapedial (=receso pericapsular de Wever [1978]), el cual resulta ser una protrusión del saco perilinfático (Fig. 50). De esta manera se conforma un sistema de circulación de fluido alrededor del pie columelar, lo cual es una característica única de serpientes. Incluso en *Acrochordus*, serpiente avanzada que presenta una rudimentaria crista circumfenestralis y que incluso carece de recessus scalae tympani debido a la falta de división de la fisura metotica durante su desarrollo embrionario (ver McDowell, 1979; Rieppel, 1980b; Rieppel y Zaher, 2001) presenta un receso yuxtaestapedial, el cual se halla limitado lateralmente por una pared de tejido flexible (McDowell, 1979, 1987).

Como fuera descripto previamente, *Dinilysia* presenta todos los componentes de la crista circumfenestralis desarrollados, siendo la única diferencia con serpientes actuales que el basioccipital y no el otooccipital se proyecta lateralmente para conformar el piso del recessus scalae tympani. Aunque no del todo claro, Caldwell y Albino (2002: 864) y Caldwell y Calvo

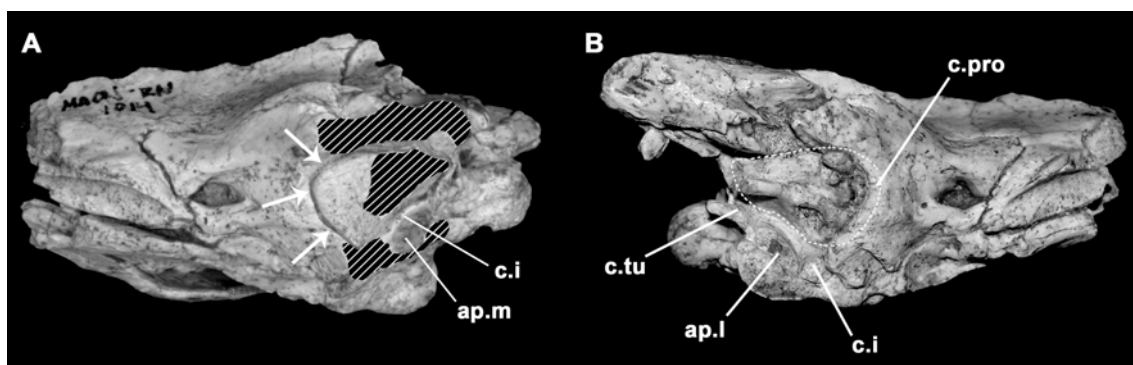




**Figura 50.** Vista lateral del oído medio de *Tropidophis haetianus* (A), y de *Casarea dussumieri* (B). Esquema del oído medio e interno de un saurio (corte transversal, C) y de una serpientes (corte frontal, D). En el esquema D puede apreciarse la circulación del fluido a través de la cavidad vestibular y el recesso yuxtaestapedial. C y D modificados de Wever (1978).

(2008: 361) infirieron la ausencia de crista circumfenestralis basados en el ejemplar MACN-RN 1014. En las figuras 2 D-E del primer trabajo citado previamente y en la figura 9 B del segundo trabajo, estos autores representaron la vista lateral izquierda de este espécimen de *Dinilysia*, en el cual puede apreciarse que el pié columelar no se encuentra cubierto por ninguna estructura del neurocráneo. Sin embargo, debe destacarse que el lado izquierdo de dicho ejemplar se encuentra fuertemente erosionado, habiendo comprometido este deterioro a todas las estructuras relevantes a la crista circumfenestralis. Si se compara con el lado derecho del mismo ejemplar, puede confirmarse claramente este deterioro, siendo incluso tan significativo que lo marcado por Caldwell y Albino (2002) como fenestra

rotunda es de hecho la vista lateral de la apertura medialis recessus scalae tympani, indicando de esta manera la profundidad del daño que sufrió el ejemplar MACN-RN 1014 del lado izquierdo (Fig. 51). Algo llamativo, es que el ejemplar holotipo (MLP 26-410) también posee daños importantes en la región otica. Si se observa detenidamente, el sector



**Figura 51.** *Dinilysia patagonica* (MACN-RN 1014), en vista lateral izquierda (A), y lateral derecha (B). Las flechas y las regiones rayadas indican las zonas erosionadas de la crista prootica, tuberalis e interfenestralis. La línea punteada indica los límites del pie columelar dentro de la fenestra vestibuli.

derecho del neurocráneo muestra un importante deterioro de las mismas características que el sufrido en el sector izquierdo del ejemplar MACN-RN 1014, comprometiendo nuevamente todo el sector de la crista tuberalis y el recessus scalae tympani. Además, el sector derecho se encuentra aún más deteriorado, faltando incluso el pie columelar. Por ello se infiere que las observaciones con respecto a la falta de crista circumfenestralis se debieron principalmente a artefactos de preservaciones del/los ejemplares analizados, pudiendo observarse claramente las estructuras que componen a la crista circumfenestralis (ver Cap. 4.1) en el sector derecho del ejemplar MACN-RN 1014, confirmando así la presencia de dicha estructura en *Dinilysia patagonica*.

### *Foramen óptico*

En la redesccripción efectuada por Estes et al (1970), el foramen optico queda conformado por el frontal, el parietal y el rostrum paraesfenoidal. Rage (1984) realiza la observación de que el borde ventral del foramen probablemente se encuentre roto en el ejemplar holotipo, poniendo en duda

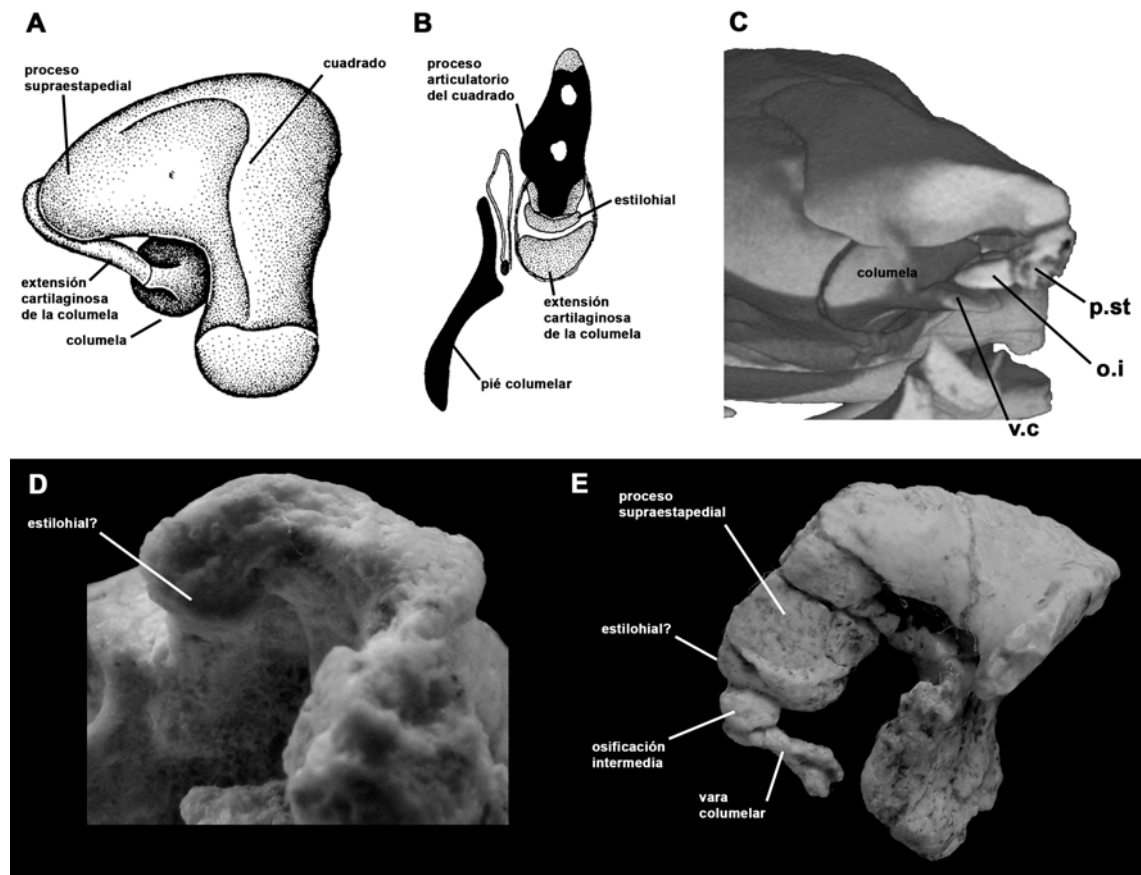
la reconstrucción realizada por Estes et al. (1970). Como fuera descrito previamente en esta tesis, el ejemplar MUCPv 38 es el único ejemplar en el cual puede observarse la conformación de este foramen, por lo que se concluye que el foramen óptico en *Dinilysia* posee una conformación como la presente en los Caenophidia, esto es, el foramen óptico se encuentra conformado por el frontal anteriormente, el parietal dorsal y posteriormente, y el paraesfenoides ventralmente.

### *Oído medio*

Como fuera descrito por Caldwell y Albino (2002) y en este capítulo, La morfología del oído medio de *Dinilysia* recuerda en gran medida a la presente en los Aniliidae actuales y *Xenopeltis unicolor*. Así, *Dinilysia* comparte con serpientes basales la presencia de una columela conformada por un pié de grandes dimensiones (el cual se encuentra articulado posterodorsalmente con el otooccipital) y una vara proporcionalmente corta, la cual se relaciona a un proceso supraestapedial del cuadrado bien proyectado posteromedialmente.

Caldwell y Albino (2002: 864) describen para el ejemplar MACN-RN 1014 un conspicuo proceso supraestapedial, el cual se halla en contacto distalmente con una estructura ósea redondeada determinada por estos autores como extracolumela, la cual conecta al cuadrado con la vara columelar. Dicha conformación del aparato columelar está presente también en aletínofidios basales como *Xenopeltis* (Frazzeta, 1999). Sin embargo, hasta el momento, el único criterio morfológico para establecer la homología de la extracolumela en escamados con oídos medios modificados es el establecido por Rieppel (1980). Este autor utiliza la relación entre la *chorda tympani* y la extracolumela, la cual se encuentra por debajo de la *chorda tympani* en lagartos con oídos medios completos (i.e. con membrana timpánica), mientras que en los ofidios la *chorda tympani* pasa por debajo del extremo cartilaginoso de la Columela, por lo que esta estructura no es homóloga a la extracolumela presente en saurios. De esta manera, la osificación de posición distal a la vara columelar presente en *Dinilysia* no

puede ser interpretada como extracolumela, al igual que otras estructuras cartilaginosas de posición similar encontradas en algunos Macrostromata (e.g. *Sanzinia*: Genest-Villard [1966]; *Erix* y *Corallus*: Wever [1978]), al menos hasta que se establezca otro criterio para establecer homologías entre estas estructuras.



**Figura 52.** Conformación del oído medio. Vista lateral del cuadrado (A) y corte transversal del cráneo de *Cylindrophis* (modificado de Rieppel, 1980); C, vista lateral de un corte sagital de la región del oído medio de *Xenopeltis unicolor*; vista lateroventral del cuadrado derecho del ejemplar MACN-N 104 (D) y MACN-RN 1014 (E) de *Dinilysia patagonica*. o.i, osificación intermedia, p.st, extremo distal del proceso supraestapedia, v.c, vara columelar. No a escala.

### **Anatomía del endocráneo**

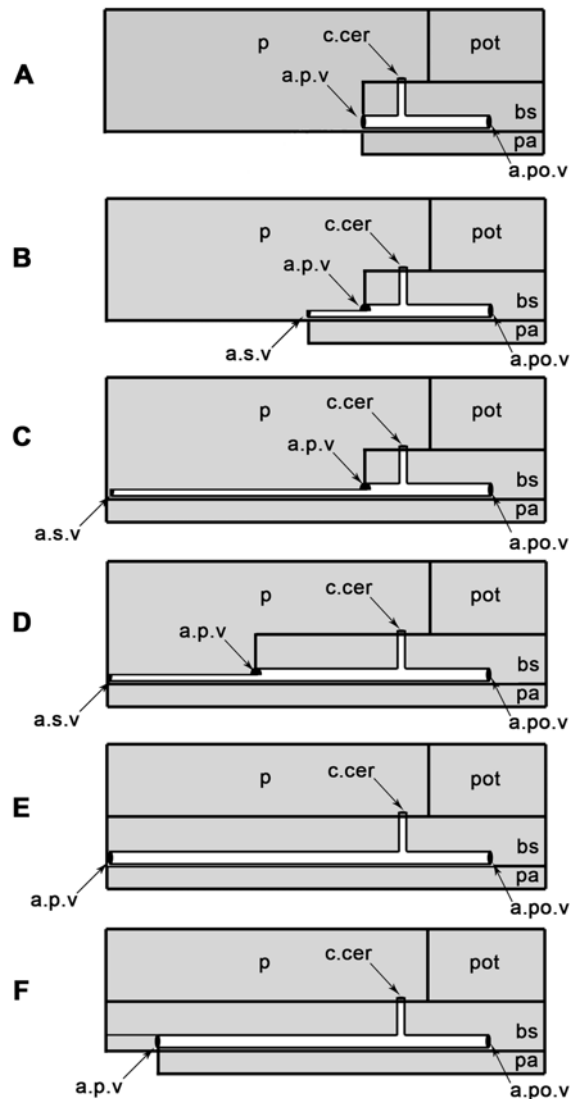
Gracias a la tecnología de tomografía computada de rayos X podemos ahora conocer la morfología del endocráneo y la región otica interna de *Dinilysia patagonica*.

En líneas generales, *Dinilysia* se asemeja notablemente con las serpientes actuales en lo que a la anatomía interna del neurocráneo se refiere. El piso del neurocráneo resulta muy similar al presente en

serpientes Macrostromata (e.g. *Python*), observándose una sella turcica conspicua, posteriormente bordeada por un dorsum sellae bien desarrollado. El oído interno resulta muy similar al que exhiben la serpientes actuales, aunque debe destacarse el enorme tamaño de la cavidad vestibular, cuyo resultado es un aspecto globoso de la región otica y un reacomodamiento de los canales semicirculares. De hecho, las únicas diferencias destacables con las serpientes vivientes son la conformación del canal Vidiano, la ausencia del pilar telencefálico, y el enorme desarrollo de la cápsula otica.

Rieppel (1979b), en su brillante descripción del basicráneo de las serpientes, concluye que el canal Vidiano sufrió grandes transformaciones a través de la evolución del grupo. Una de las más importantes de estas, fue la extensión intracraneal de la abertura anterior del canal, lo cual se logró gracias al desarrollo postorbitario del cráneo. Este alargamiento produjo la traslación de la abertura del canal vidiano hacia delante, extendiendo la longitud del mismo, logrando una nueva conformación consistente en dos aberturas anteriores (la primaria equivalente a la presente en saurios). De esta manera, el parietal contacta extensamente al parabasiesfenoides en el sector ventral del mismo, generando una abertura intracraneal del canal Vidiano. Este autor considera que la condición presente en *Dinilysia* corresponde con la presente en saurios y en booideos avanzados (Rieppel, 1979b: 427), esto es, que la abertura anterior primaria del canal Vidiano de *Dinilysia* se encuentra justo en el borde anterior del parabasiesfenoides. Esta misma observación es seguida por Scanlon (2003) en su descripción del basicráneo del “Madtsoiidae” Australiano *Yurlunggur*, el cual exhibe la típica condición presente en saurios (my probablemente también presente en *Wonambi*, ver Scanlon [2005]). Sin embargo, se ha podido constatar que la abertura primaria del canal Vidiano en *Dinilysia* se halla un poco por detrás del borde anterior del parabasiesfenoides, existiendo una abertura anterior secundaria del mismo (i.e. abertura intracraneal del canal Vidiano). Esta condición más derivada que la presente en saurios y en *Yurlunggur* semeja a la presente en Anilioidea, aunque con una mucho menor extensión intracraneal del canal Vidiano que la presente en estas serpientes actuales.

De esta manera, el canal Vidiano en *Dinilysia* representa una conformación intermedia entre la presente en saurios y “Madtsoideos” y la que poseen las serpientes actuales (Fig.53).



**Figura 53.** Representación esquemática de la evolución del canal Vidiano en las serpientes. A, *Yurlunggur*; B, *Dinilysia patagonica*; C, Aniliioidea; D, booideo primitivo; E, booideo intermedio; F, booideo avanzado. Modificado de Rieppel, 1979b. a.p.v, abertura anterior primaria, a.s.v, abertura anterior secundaria, a.po.v, abertura posterior, bs, basiesfenoides, c.cer, carótida cerebral, p, parietal, pa, paraesfenoides, pot, proótico.

Otra característica particular del endocráneo de *Dinilysia* es la ausencia del pilar telencefalico. Esta estructura se encuentra presente en los Alethinophidia, mientras que las serpientes ciegas (Scoleophidia) comparten con *Dinilysia* la ausencia de ésta (Fig. 54). Si se comparan los endocráneos de las serpientes actuales, puede observarse que existe un



Figura 54. Cortes horizontales mostrando la cavidad endocraneana, la flecha negra indica la presencia del pilar telencefalico. A, *Anops kingi*; B, *Dinilysia patagonica*; C, *Typhlops jamaicensis*; D, *Anomochilus leonardi*; E, *Boa constrictor*; F, *Casarea dussumieri*; G, *Tropidophis haetianus*; H, *Diadophis punctatus*.

progresivo aumento en el desarrollo del pilar telencefalico a medida que nos acercamos a las serpientes más derivadas (Caenophidia). Ya en los Tropidophiidae y Bolyeriidae, se destaca una importante expansión lateral del parietal, dando un aspecto globoso a este hueso. Concomitantemente con este desarrollo, los pilares telencefalicos se proyectan marcadamente en sentido medial. Desde el significativo trabajo de Senn y Nothcutt (1973), se

ha establecido que las serpientes poseen características distintivas en su anatomía cerebral, siendo el mayor desarrollo de la región cortical (dorsal y medial), del septum y striatum las más destacables. Este mayor desarrollo con respecto a los lagartos genera un aspecto dorsoventralmente aplanado al telencefalo de las serpientes. Estas diferencias volumétricas del telencéfalo de las serpientes con respecto a los saurios parecen aún más marcadas en las serpientes avanzadas (Crosby y Humphrey, 1939; Platel, 1976, 1980), siendo notable que los pilares telencefalicos exhiben su mayor desarrollo en estas serpientes (Bolyeriinae, Tropicophiidae, Caenophidia). De esta manera, resulta plausible la utilización de la presencia/ausencia y grado de desarrollo de los pilares telencefalicos en serpientes como una medida relativa del desarrollo del telencefalo. Así, puede inferirse que *Dinilysia* (y los Scolecophidia) representan un estadio temprano en la evolución de esta región cerebral, observándose una marcada tendencia en el crecimiento del telencefalo a través de la filogenia de las serpientes.

- ***Desarrollo postnatal***

Del estudio de los ejemplares juveniles disponibles de *Dinilysia* y su comparación con secuencias ontogenéticas postnatales de serpientes actuales, se pudieron reconocer numerosas transformaciones propias de esta parte del desarrollo ontogenético. En aspectos generales, los ejemplares juveniles de *Dinilysia patagonica* muestran un avanzado estado de osificación, estando ya constituidos todos los huesos craneanos (al menos los conservados) presentes en los individuos adultos. En lagartos, los elementos que conforman el neurocráneo se fusionan durante la etapa postnatal (Maisano, 2001). Esta condición contrasta claramente con la ausencia casi total de fusión de los elementos constitutivos del neurocráneo en las serpientes, en las cuales la única fusión que se produce es la del opistotico-exoccipital. Esta fusión generalmente se produce en lagartos durante la etapa prenatal (Maisano, 2001), aunque en ciertas especies puede producirse durante los primeros estadios postnatales (Rieppel, 1992c,d; Maisano, 2001). Al menos en los dos estadios juveniles representados por el material utilizado en este capítulo, esta fusión ya está presente en *Dinilysia*,



mostrando al exoccipital y opistotico (representado este último por el proceso paraoccipital) fusionados en un mismo elemento, el hueso otoccipital.

Lamentablemente, no es posible conocer si esta fusión se ha producido durante la etapa prenatal o postnatal temprana, para lo cual será necesaria la aparición y análisis de una secuencia ontogenética más completa de esta serpiente.

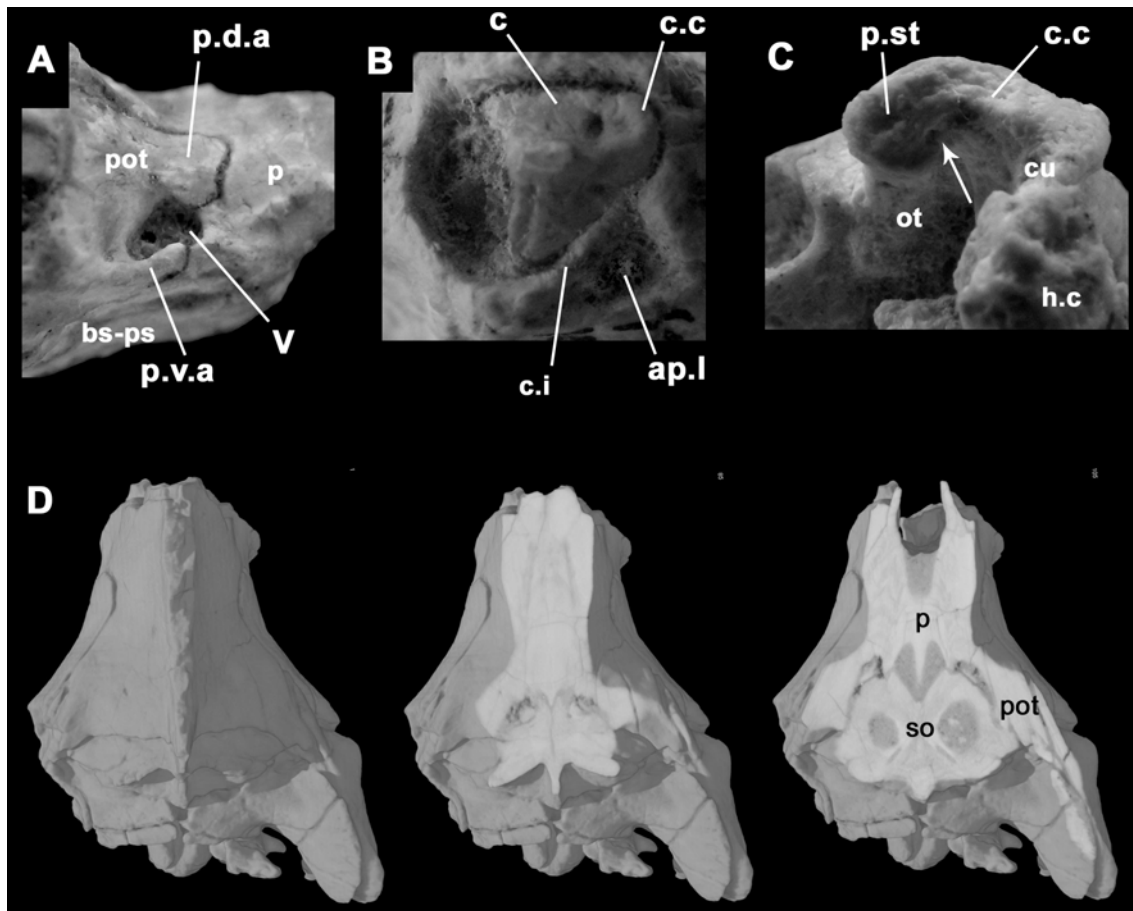
Una de las características más notables del desarrollo craneano postnatal en lagartos es la persistencia de la fontanela parietal en el techo craneano. Esta estructura persiste en lagartos durante la etapa postnatal temprana, cerrándose paulatinamente mediante la osificación centrípeta de la región dorsal del parietal. Sin embargo, esta región del parietal se encuentra totalmente osificada en los ejemplares juveniles de *Dinilysia*, como así también en los especímenes juveniles de serpientes actuales utilizados en este capítulo. Es más, la región dorsal del parietal de las serpientes parece estar totalmente osificada en estadios embrionarios avanzados (Kamal et al., 1970; Rieppel y Zaher, 2001; Boughner et al., 2007), lo que sugiere que las serpientes exhiben el techo craneano totalmente osificado durante el desarrollo postnatal. De las 21 especies de saurios no ofidianos estudiadas por Maisano (2001) la única especie que no exhibió fontanela parietal (además de un importante grado general de osificación) fue *Bipes biporus*, único saurio fosorial y perteneciente a los Amphisbaenia. Más allá de la necesidad de comparaciones con otras especies de lagartos fosoriales para eliminar cualquier sesgo producido por las modificaciones a la vida fosorial, resulta llamativo que la única especie analizada de Amphisbaenia, grupo históricamente propuesto como grupo hermano de las serpientes, carezca de fontanela parietal en la etapa ontogenética postnatal. Comparaciones más exhaustivas podrán confirmar o no si este patrón de desarrollo constituye un carácter ancestralmente compartido por estos dos grupos de escamados.

La conformación del proceso supraestapedial en el ejemplar MACN-N 104 resulta muy particular, ya que este proceso pareciera estar constituido por una estructura independiente que se fusiona al cóndilo cefálico. En su

análisis anatómico-filogenético del oído de las serpientes, Rieppel (1980) establece que el cartílago (calcificado o no) intercalar presente en la región posterior del cóndilo cefálico del cuadrado de los lagartos es homólogo al cartílago estilohial de las serpientes. En serpientes basales (e.g. Anilioidea), este cartílago puede encontrarse en la misma posición que en lagartos e incorporarse a la región posterior del cóndilo cefálico, osificándose y fusionándose al sector más posterior del cóndilo cefálico (proceso supraestapedial). Si la estructura descrita para el ejemplar MACN-N 104 resulta ser el estilohial en proceso de fusión con el cuadrado, *Dinilysia* presentaría la misma conformación en el desarrollo de este sector del oído medio que exhiben los Alethinophidia basales. Lamentablemente, hasta que no se realicen estudios más profundos sobre el desarrollo postnatal en serpientes actuales, estas observaciones resultan tentativas.

Más allá de los aspectos estrictamente osteogénicos mencionados anteriormente, han podido constatarse cambios significativos durante la ontogenia postnatal en el cráneo de *Dinilysia patagonica*, incluso la modificación de algunos de los caracteres que fueran utilizados para diagnosticar a esta serpiente cretácica. Con respecto al techo craneano, uno de los huesos craneanos que más influye en la modificación de estos caracteres es el parietal. El crecimiento posterior y, fundamentalmente, el desarrollo del proceso supratemporal del parietal generaron durante la etapa postnatal el contacto entre este hueso y el supratemporal, los cuales se hallan extensamente en contacto en los ejemplares adultos. A su vez, el desarrollo del proceso supratemporal produce en las formas adultas la reducción en gran medida de la exposición dorsal del prootico a lo largo de la ontogenia postnatal. Esto genera la aparición de la “astilla” dorsal del prootico (“prootic sliver” de Estes et al., 1970), carácter compartido por *Dinilysia patagonica*, *Najash rionegrina* (Cap. 4) y algunos Anilioideos (*Anilius* y *Cylindrophis*), por lo que este carácter resulta adquirido en estadios avanzados de la etapa postnatal. Por último, el cabalgamiento del borde posterior del parietal por sobre el sector anterior del supraoccipital

reduce en gran medida la exposición dorsal de este último elemento. Con excepción de este último, los cambios ontogenéticos



**Figura 55. *Dinilysia patagonica*.** A, Detalle del área del foramen trigémino derecho del ejemplar MLP 71-VII-29-1 (vista lateral). B, Detalle de la región otica izquierda del ejemplar MLP 71-VII-29-1 (vista lateroposterior). C, Vista lateroventral del cuadrado derecho del ejemplar MACN-N 104. La flecha marca la posible unión entre la osificación del intercalar (estilohial) y el cuadrado. D, Secuencia de imágenes CT Scan del ejemplar MACN-RN 1014, mostrando la superposición del parietal por sobre el supraoccipital (de izquierda a derecha: corte 0, corte 85, corte 103). ap.l, apertura laterales recessus scalae tympani, bs-ps, basi-paesaesfenoides, c, columela, cu, cuadrado, c.c cóndilo cefálico del cuadrado, c.i. crista interfenestralis, h.c., hueso compuesto, ot, otoccipital, p, parietal, pot, prootico, p.d.a, proceso anterior dorsal, p.st, proceso supraestapedial, p.v.a., proceso anterior ventral, V, foramen trigémino.

postnatales debidos al crecimiento del parietal observados en la secuencia postnatal de *Dinilysia patagonica* han sido observados también en *Anilius scytale*, aletinofidio basal que comparte con *Dinilysia* la existencia del proceso supratemporal del parietal. Sin embargo, este amplio desarrollo posterior del parietal no ha sido observado en los Macrostromata estudiados (*Boa constrictor*, *Crotalus durissus*) los cuales carecen de proceso

supratemporal. Resulta llamativo que este mismo patrón de crecimiento del parietal observado en *Dinilysia patagonica* y *Anilius scytale* es virtualmente idéntico al observado en lagartos (Maisano, 2002a,b; Torres-Carvajal, 2003).

*Dinilysia* exhibe una conformación propia del sector paraoccipital del cráneo, en la cual este sector está notablemente proyectado caudalmente gracias al desarrollo posterior del proceso paraoccipital del otooccipital y al sector posterior del supratemporal (Estes et al., 1970). Esta autapomorfía de *Dinilysia* parece también adquirirse durante la ontogenia postnatal, ya que los individuos juveniles aquí descriptos poseen una reducida extensión posterior de dicho sector craneano. Aunque de menor extensión, en *Anilius* también fue constatado que dicho prolongamiento (en este caso más lateroposterior) es adquirido durante el crecimiento postnatal.

Debido a lo incompleto de la serie ontogenética estudiada, es necesario enfatizar que las observaciones e inferencias realizadas deben necesariamente ser confirmadas mediante nuevo material, y fundamentalmente, mediante la ampliación de nuestro conocimiento del desarrollo postnatal de las serpientes.

## Capítulo 5 - Descripción de las serpientes exhumadas en la Formación Santa Lucía (Paleoceno, Bolivia)



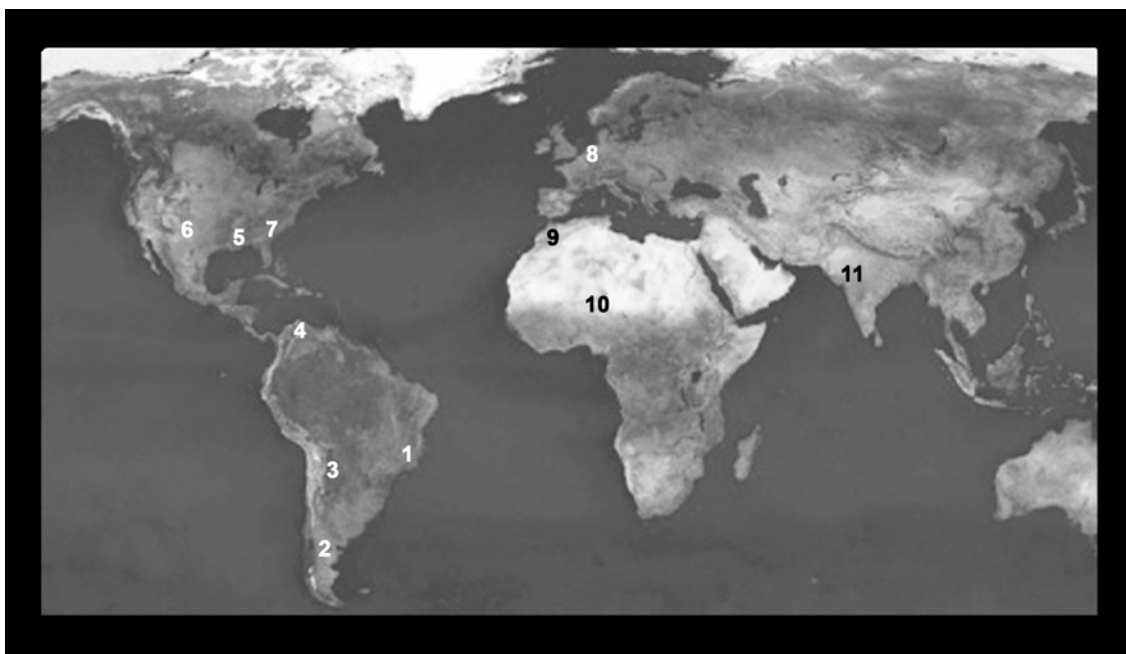
Luego de la retracción de la transgresión marina que afectara gran parte del territorio de Bolivia y Perú durante el Maastrichtiano-Daniano, en la región central del Altiplano Boliviano comenzaron a depositarse sedimentos continentales de origen lacustre-fluvial. Parte de estos sedimentos constituyen la Formación Santa Lucía, cuyos afloramientos se encuentran distribuidos ampliamente en el centro de Bolivia. Las areniscas y pelitas que conforman esta Formación fueron acumulándose bajo un clima tropical durante el comienzo del Máximo Termal del Paleoceno, el cual comenzó hace aproximadamente 60 millones de años (Zachos et al, 2001).

Gracias al trabajo de campo realizado por el Museo de Historia Natural de París desde la década de 1980, se han podido exhumar una enorme cantidad de fósiles de la Formación Santa Lucía, principalmente de la localidad de Tiupampa (Departamento de Cochabamba). Los restos allí recolectados, constituidos en su mayoría por ejemplares exquisitamente preservados, constituyen una de las mejores faunas del Período Paleoceno a nivel mundial. Sin embargo, hasta el momento los Squamata resultan ser los vertebrados peor representados, conociéndose sólo restos fragmentarios de serpientes y lagartos (Rage, 1991).

### ***El registro paleocénico de serpientes***

El registro fósil de serpientes del período Paleoceno que poseemos actualmente resulta ser sumamente escaso en comparación con el registro del resto del Paleógeno y Neógeno (véase Rage, 1998: 112-114). Para dar una idea de esta situación, los únicos restos craneanos de serpientes que se han registrado alrededor del mundo en sedimentos del período Paleoceno corresponden a un dentario incompleto hallado en la provincia de Chubut (Argentina) descrito y referido tentativamente al género *Madtsoia* Simpson por Hoffstetter (1959), y los restos sumamente fragmentarios asociados de *Madtsoia camposi* y boideos indeterminados descritos por Rage (1998; 2001) para el Paleoceno Superior-Eoceno Inferior de São José de Itaboraí (Brasil). De esta manera, no se conocen serpientes fósiles para el Paleoceno en las

cuales se conozca con certeza el estado de asociación entre elementos craneanos y elementos postcraneanos asociados.



**Figura 56. Localidades con serpientes paleocénicas del mundo. 1, Sao Jose de Itaboraí, Brasil (Paleoceno Superior-Eoceno Inferior; Rage, 1998); 2, Chubut, Argentina (posiblemente Paleoceno Superior-Eoceno Inferior; Hoffstetter, 1959); 3, Tiupampa y Criadero de Loros, Bolivia (Paleoceno Medio-Superior; Rage, 1991, esta tesis); 4, Mina Cerrejón, Colombia (Paleoceno Medio-Superior; Head et al., 2009); 5, Mississippi, Estados Unidos (Paleoceno Superior; Holman y Case, 1992); 6, localidades innominadas de Nuevo Mexico, Estados Unidos (Paleoceno Medio-Superior; Rage, 1998); 7, Berkeley, Estados Unidos (Paleoceno Superior; Erickson, 1998); 8, Hainin, Bélgica (Paleoceno Medio; Rage, 1998); 9, Sidi Daoui y Adrar Mgorn, Marruecos (Paleoceno Medio-Superior?; Rage, 1998; Augé y Rage, 2006); 10, Krebb de Sessao, Niger (Paleoceno Inferior?; Rage, 1975); 11, Mina Giral, India (Paleoceno Superior-Eoceno Inferior; Rana et al., 2005).**

En la clásica publicación "Fósiles y Facies de Bolivia" editado por Suarez-Soruco (1991), Rage (1991) brevemente dio a conocer restos de escamados hallados en afloramientos correspondientes a la Formación Santa Lucía, los cuales fueron colectados en las localidades de Tiupampa y Criadero de Loro. Los restos de serpientes descritas por este autor, que incluyen numerosas vértebras aisladas, indican la presencia de un Aniliidae distinto de *Coniophis* Marsh, tres formas de Boidae indeterminados, un posible Tropidophiidae y una vértebra incompleta asignada tentativamente a Madtsoiidae o Boidae (único material de serpientes figurado en esa contribución).

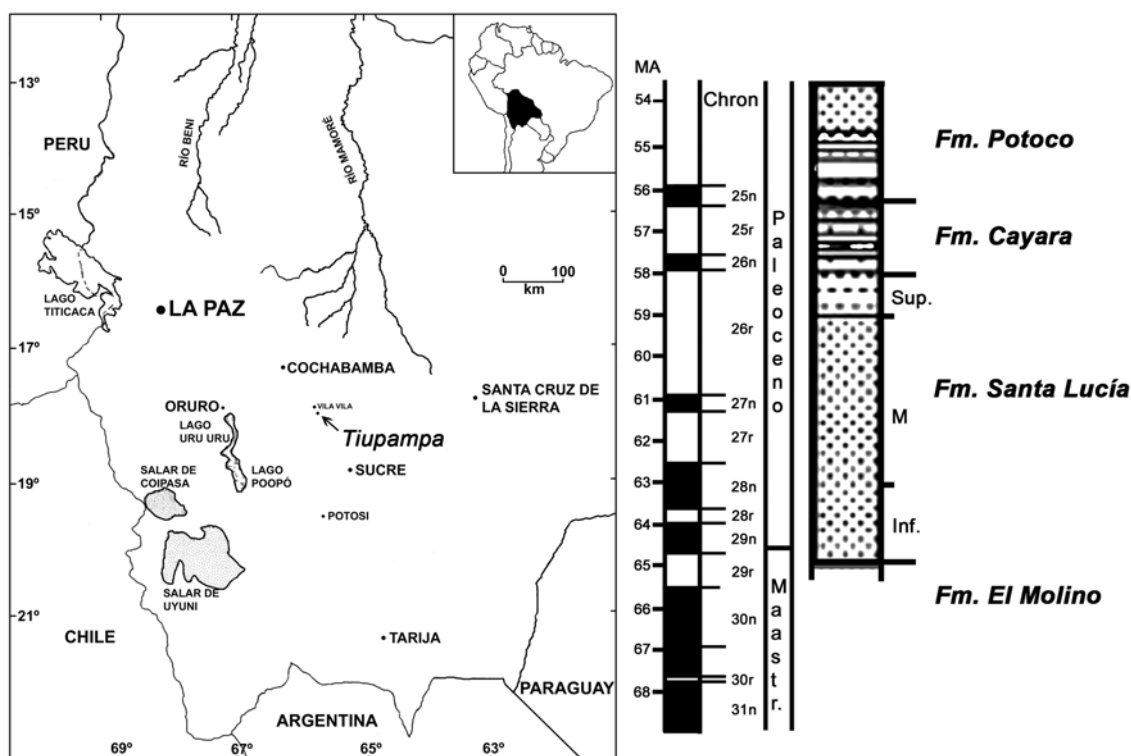
Gracias a la generosidad del Lic. Ricardo Céspedes, director del Museo de Historia Natural “Alcide Dorbigny” de la ciudad de Cochabamba, he podido acceder a una gran cantidad de materiales de lagartos y serpientes procedentes de la localidad de Tiupampa. Parte de estos materiales sumamente interesantes serán descritos a continuación, constituyendo la ofidiofauna mejor conservada a nivel mundial para el período Paleoceno.

### **5.1 Procedencia geográfica y estratigráfica de los nuevos ejemplares**

Todos los ejemplares que serán descritos en este capítulo fueron colectados en una serie de campañas dirigidas por Christian de Muizon y Larry Marshall entre los años 1980-1990 en la localidad de Tiupampa ( $18^{\circ} 02'S$ - $65^{\circ} 35'W$ ), aproximadamente a 100 km al Sudeste de la ciudad de Cochabamba, Departamento de Cochabamba, República de Bolivia. Los ejemplares fueron extraídos en una serie de “canteras” que se hallan a ambos márgenes del Río Jaskhu Pata. En esa zona se encuentran expuestas sedimentitas correspondientes a la parte cuspidal de la Formación El Molino (Maastrichtiano-Daniano) y por encima de ésta la Formación Santa Lucía (Paleoceno). Esta se encuentra ampliamente distribuida en el Centro-Sur de la República de Bolivia, conformando parte del relleno clástico de la Cuenca Andina (Sempere et al., 1997).

La Formación Santa Lucía posee tres divisiones principales, siendo el sector medio el que ha reportado la mayor cantidad de fósiles (Muizon et al., 1983), tanto en la localidad de Tiupampa como en otras localidades cercanas a ésta. Este sector medio está conformado por areniscas conglomerádicas rosadas de grano fino-medio, a veces intercaladas con niveles pelíticos marrones; estas areniscas fueron depositadas en ambientes fluviales meandrosos, estando representados en la localidad de Tiupampa depósitos de planicies aluviales con algunos delgados paleosuelos intercalados (Muizon et al., 1983; Sempere et al., 1997).





**Figura 57.** Mapa indicando la posición geográfica de la localidad de Tiupampa, Bolivia (izquierda). Perfil estratigráfico correspondiente a la localidad de Tiupampa, donde fueron colectados los ejemplares descritos en esta tesis (derecha; modificado de Sempere et al., 1997).

### ***Edad de la Formación Santa Lucía***

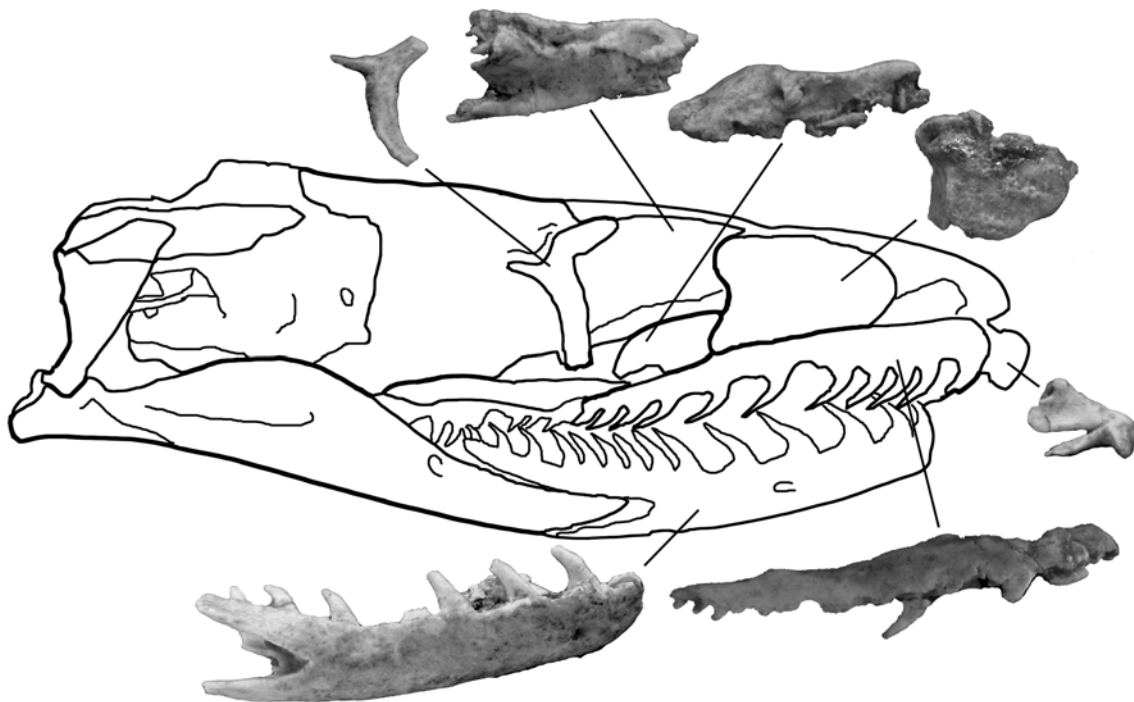
En la actualidad, aún persiste la discusión respecto de la edad de la Formación Santa Lucía. Es de destacar que no existieron arcos volcánicos cercanos a la cuenca Andina, y por consiguiente no se han registrado rocas de origen volcánico en la Formación Santa Lucía que permitan realizar dataciones radimétricas. Así, las hipótesis respecto de la edad de esta Formación se encuentran basadas en comparaciones faunísticas y aproximaciones magnetoestratigráficas. Más allá de cual hipótesis se acepte, ambas coinciden en situar a la Formación Santa Lucía en el período Paleoceno.

Según datos aportados por el grado evolutivo de los mamíferos registrados y comparaciones con faunas paleocénicas de Brasil (Itaboraí) y Patagonia (Banco negro inferior), Muizon & Brito (1993), Muizón (1998), y Gelfo et al. (2009) asignan a la Formación Santa Lucía una edad cercana a los 63 millones de años (Daniano temprano). Sin embargo, según estudios paleomagnéticos, otros autores consideran que la Formación Santa Lucía se

encontraría en la base del Paleoceno Superior (60.0 y 58.2 millones de años; Marshall et al., 1997; Sempere et al., 1997).

## 5.2 Descripción del esqueleto craneano y postcraneano de una nueva serpiente *Macrostomata* (Taxón A)

Entre los materiales de serpientes que fueron colectados oportunamente en la localidad de Tiupampa, se destaca el esqueleto parcial de una pequeña serpiente, el cual se halló articulado en un solo bloque de arenisca. El estado de preservación general es muy bueno, no existiendo elementos deformados ni alterados por procesos diagenéticos. Sin embargo, algunos elementos de naturaleza laminar (e.g. prefrontal) exhiben en su superficie marcas producidas por granos de arena del sedimento circundante, los cuales produjeron esas marcas debido a la escasa litificación



**Figura 58. Elementos craneanos pertenecientes al nuevo Taxón A (MHNC 1321). La silueta corresponde a *Tropidophis jamaicensis*.**

que exhiben los elementos óseos. Como se mencionara más arriba, las serpientes conocidas del período Paleoceno sólo son conocidas a través de

materiales fragmentarios. De esta manera, este magnífico ejemplar constituye la serpiente paleocénica más completa conocida hasta el momento, siendo el objetivo de este capítulo la descripción anatómica de la misma.

## **Sistemática Paleontológica**

**Serpentes Linnaeus 1758**

**Alethinophidia Nopcsa, 1923**

**Macrostromata Müller, 1831**

**Gen. et sp. nov.**

**Diagnosis:** pequeña serpiente (aprox. 1 m) caracterizada por la siguiente combinación de caracteres: postorbitario bifurcado dorsalmente, palatino con un amplio proceso coanal, maxilar con proceso ectopterigoideo, premaxilar edentulo, frontal con el pilar olfatorio completo aunque no fusionado, prefrontal con el foramen lacrimal abierto ventralmente, dentario masivo en su sector anterior, vértebras troncales más altas que largas y sin proceso prezigapofisiario, hipoapófisis solo presentes en vértebras troncales anteriores.

**Material referido:** MHNC 1321, ejemplar hallado en un mismo bloque de roca, el cual consta de premaxilar, maxilar derecho, postorbitario izquierdo, palatino derecho, frontal derecho, prefrontal derecho, dentario derecho, esplénico derecho, y 143 vértebras troncales con la mayoría de sus respectivas costillas articuladas; MHNC 13486, tres vértebras troncales medias; MHNC 13487, dos vértebras troncales posteriores; MHNC 13488, vértebra troncal media.

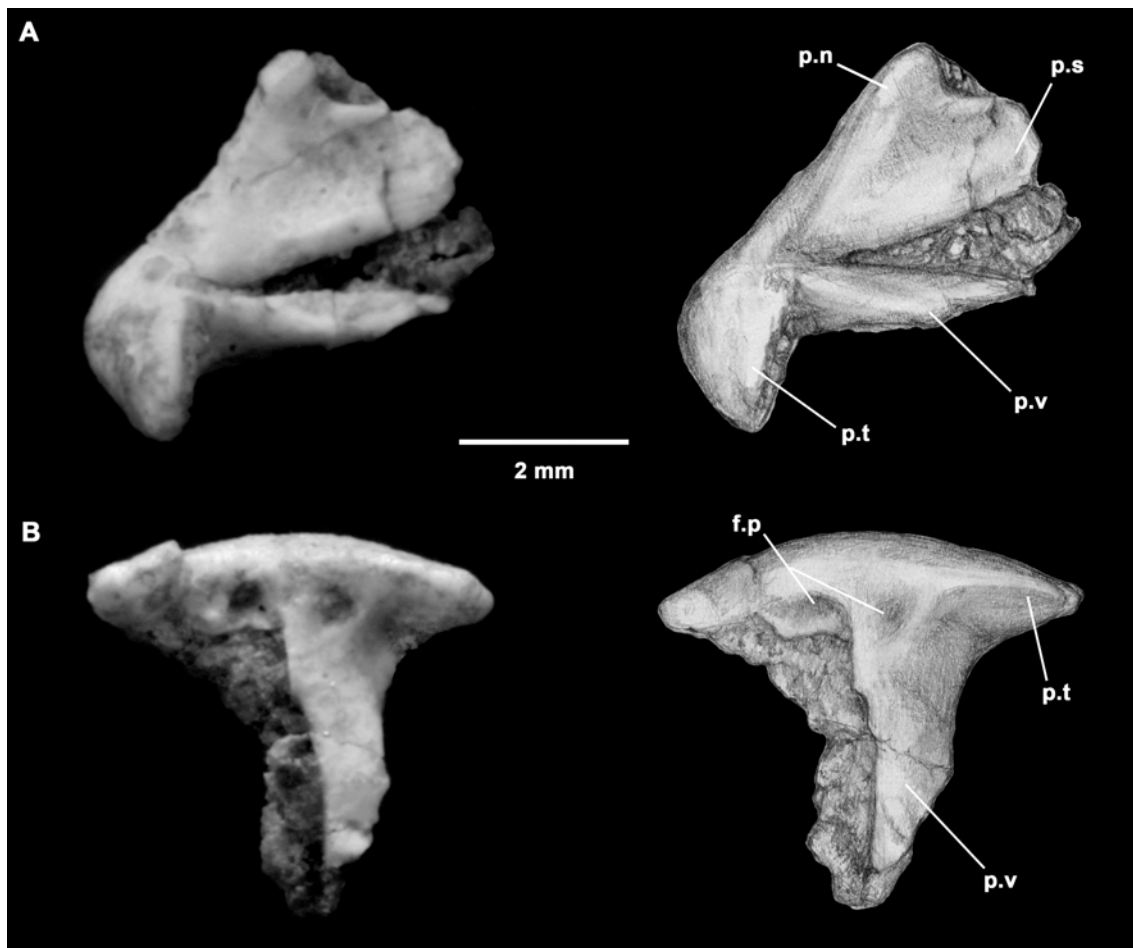
**Procedencia geográfica y estratigráfica:** Tiupampa, 100 km al Sudeste de la ciudad de Cochabamba, Departamento de Cochabamba, Bolivia. El espécimen fue exhumado de los niveles medios de la Formación Santa Lucía (Paleoceno Inferior-Medio), consistentes en areniscas conglomerádicas finas con lentes intercalados de pelitas.

## ***Descripción anatómica***

### ***Cráneo***

- *Premaxilar*

La preservación de este elemento resulta sumamente interesante, ya que es un elemento frágil que no se encuentra registrado en las serpientes fósiles, excepto en las especies que se han conservado en 2 dimensiones (i.e. en lajas, por lo general especímenes muy completos). El premaxilar se encuentra prácticamente completo, faltando sólo el proceso vomerino derecho y el extremo más posterior del proceso nasal. Una de las



**Figura 59.** Premaxilar del Taxón A en vista lateral (A) y ventral (B). f.p, forámenes premaxilares, p.n, proceso nasal, p.s, proceso septomaxilar, p.t, proceso transversal, p.v, proceso vomerino.

características más conspicuas del premaxilar del Taxón A es la ausencia de dientes y/o alveolos, al igual que en escolecofidios, Anilioideos (excepto

*Anilius*), boinos, y Macrostromata derivados. El proceso transversal (lateral) posee una corta longitud y se encuentra dirigidos lateralmente, por lo tanto el borde anterior del premaxilar posee una configuración recta como en los Macrostromata derivados. En la base de los procesos transversales existen dos pequeños forámenes correspondientes a los forámenes premaxilares, de los cuales el derecho perfora dorsalmente al premaxilar. En vista ventral, puede apreciarse que el proceso vomerino izquierdo se origina en la base de los procesos transversales, aunque claramente dirigido posteriormente. Este proceso exhibe una longitud considerable, finalizando en un ápice agudo, contrastando con los usualmente reducidos procesos vomerinos de Macrostromata derivados (e.g. *Ungaliophis*, *Casarea*). Así, la condición presente en el Taxón A recuerda a los Boidae, en los cuales los procesos vomerinos poseen una importante longitud. En la superficie dorsolateral de este proceso se observa una amplia faceta de contacto para recibir al vomer, indicando un contacto neto con este hueso. Coincidiendo con el plano sagital del premaxilar, se encuentran los procesos nasal y ascendente. El proceso nasal está dirigido posteriormente, sobrepasando en longitud al proceso vomerino, aún cuando éste se encuentra incompleto posteriormente. Posee un importante desarrollo, con un tamaño semejante al presente en Boidae, conformando de esta manera una amplia lámina que contactaría a los nasales acunándose entre éstos en la línea media. El proceso ascendente, aunque netamente diferenciado, tiene una extensión corta, con el extremo dorsal redondeado, semejándose a la condición presente en boinos (e.g. *Boa*) y booideos derivados (e.g. *Ungaliophis*).

- *Maxilar*

Se ha preservado el maxilar derecho, el cual se encuentra en regular estado de conservación, estando deteriorada la región anterior del mismo.

Este hueso posee 16 posiciones dentarias, de las cuales sólo 6 poseen dientes. El tamaño de estos “alveolos” (“discrete sockets” de Zaher y Rieppel, 1999a) disminuye hacia la región posterior, indicando a su vez la disminución del tamaño de las piezas dentarias hacia la región posterior.



**Figura 60.** Maxilar derecho del Taxón A en vista medial (A), dorsal (B), y ventral (C). p.ec, proceso ectopterigoideo, p.pal, proceso palatino, V2, entrada de la rama maxilar del n. trigémino.

Esta condición se encuentra presente en booideos en general y en *Acrochordus*, mientras que generalmente en colubroideos los dientes poseen un tamaño similar a lo largo de la hilera dentaria maxilar. Estos “alveolos” se encuentran bien diferenciados uno del otro gracias al desarrollo de la cresta interdental, la cual conforma los límites anterior, posterior y lingual de estas estructuras que soportan la raíz dentaria. Las piezas dentarias que

se han preservado corresponden a la región anterior y posterior del maxilar. Los dientes anteriores poseen una base amplia, curvándose fuertemente hacia atrás a partir del tercio proximal. Los dientes posteriores exhiben un pequeño tamaño comparado con los anteriores, curvándose de la misma manera que los anteriores. Lamentablemente el estado de preservación no permite visualizar la superficie dentaria, sin embargo es posible confirmar la ausencia de arrugas conspicuas del esmalte en la base de los dientes, carácter presente en algunas serpientes fósiles como *Yurlunggur* (Kearney y Rieppel, 2006; Scanlon, 2006). Dorsalmente, es posible apreciar que el tercio anterior del maxilar posee una curvatura en dirección medial.

Aproximadamente en la mitad del maxilar, existe un marcado proceso palatino. Este proceso posee una base amplia, no disminuyendo su grosor medialmente. Esto produce una conformación cuadrangular del proceso palatino, el cual se asemeja a la condición presente en boidos (e.g. *Epicrates*) y *Ungaliophis*, y se diferencia claramente del proceso palatino de tropidofidos y *Exiliboa*, los cuales poseen un proceso palatino más elongado hacia el extremo distal. En vista dorsal, es posible reconocer un seno bien marcado el cual está posicionado paralelamente al eje longitudinal del maxilar, finalizando éste en el foramen correspondiente a la rama maxilar del nervio trigémino (V2). Este carácter presente en el Taxón A es muy similar al presente en boidos actuales, difiriendo claramente de la condición presente en booides derivados y caenofidios, los cuales poseen un pequeño foramen dispuesto anteroventralmente o carecen de forámenes en el proceso palatino, respectivamente. Posteriormente, el maxilar exhibe una importante longitud a partir del proceso palatino, finalizando en un extremo algo aguzado. En la región medial del tercio posterior se encuentra una pequeña expansión medial para contactar con el ectopterigoides, condición muy similar a la presente en boinos (excepto *Boa*), los cuales poseen esta expansión que contacta el sector medial del extremo maxilar del ectopterigoides. Esta expansión posee una corta longitud (en dirección medial), diferente del proceso ectopterigoideo que se encuentra en colubroideos, el cual posee un importante desarrollo ventromedial. A su vez,

esta expansión presente en el Taxón A difiere del pequeño proceso ectopterigoideo (de dudosa homología con el mencionado anteriormente para colubroideos) presente en tropidofidos, el cual es más pequeño y de posición subterminal (ver Lee y Scanlon, 2002: fig. 6B). Es de destacar que *Acrochordus* posee una expansión medial del maxilar que se encuentra en contacto con el ectopterigoideo (Hoffstetter y Gayrard, 1965; obs. pers.) muy similar a la presente en el Taxón A.

- *Prefrontal*

Sólo se ha preservado el prefrontal derecho en buenas condiciones, excepto el borde dorsolateral del mismo, el cual se encuentra algo deteriorado. Este elemento posee características típicas de boidos actuales, aunque algunos caracteres se asemejan a formas más derivadas como los tropidofidos y *Ungaliophis*. En vista lateral, puede observarse que la lámina lateral posee una menor longitud que la presente en boidos, reduciéndose la longitud de ésta hasta un poco más delante del límite anterior de la faceta articular para el maxilar. Medialmente, la lámina lateral del prefrontal es netamente cóncava, conteniendo en vida a la glándula nasal y la concha nasal. No es posible conocer la extensión de la lámina dorsal; sin embargo, parece que ésta no tuvo una gran extensión, sugiriendo que la cápsula nasal y la glándula nasal tuvieron una mayor exposición lateral que en boidos actuales, y semejándose a la condición presente en booideos derivados. Una importante superficie de articulación con el maxilar puede apreciarse en vista ventral, ubicada a lo largo del borde ventral de la lámina lateral. Esta es levemente cóncava, con el borde lateral prominente y dirigido ventrolateralmente. Justo antes del comienzo de la zona orbitaria, la lámina lateral posee un engrosamiento o cresta verticalmente dispuesta, la cual se halla presente en la mayoría de los booideos comparados. En vista posterior (orbital), el prefrontal exhibe una muesca ventral bien marcada, correspondiente a la parte dorsal del ducto lacrimal. De esta manera, este ducto se conforma dorsalmente por el prefrontal, y ventralmente por el maxilar. Esta conformación mixta del ducto lacrimal está presente en



boidos (e.g. *Epicrates*) y booideos derivados. La región correspondiente al prefrontal está constituida por un proceso en forma de pié medial bien desarrollado, y el vértice lateral formado por la conjunción de la lámina lateral con la lámina

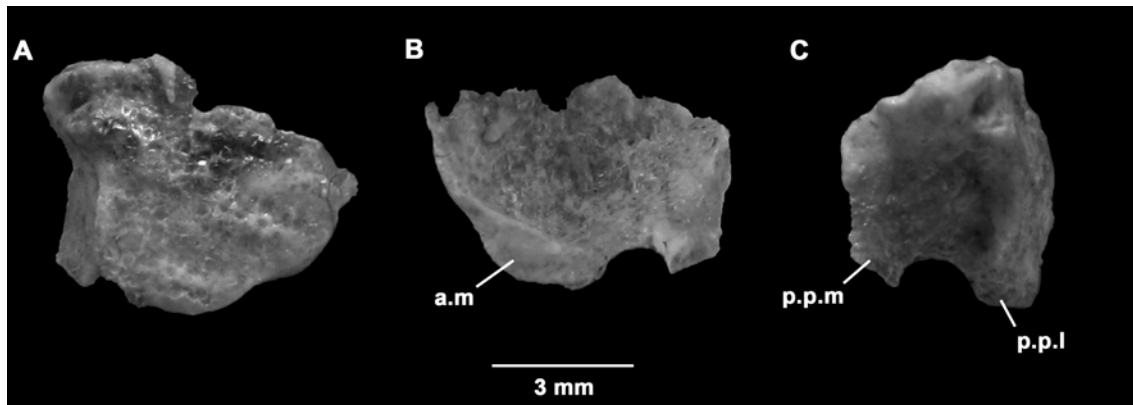


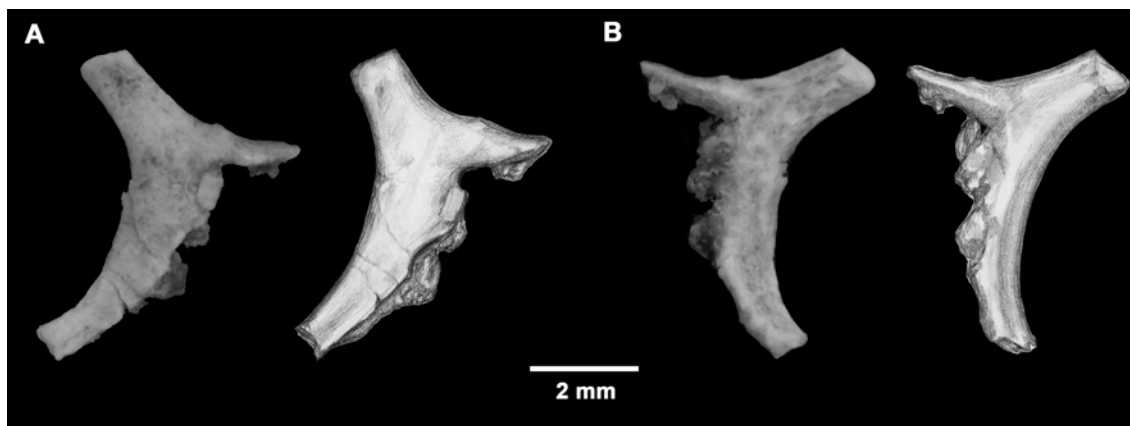
Figura 61. Prefrontal derecho del Taxón A en vista lateral (A), ventromedial (B), y posterior (C). a.m, articulación con el maxilar, p.p.l, proceso en forma de pié lateral, p.p.m, proceso en forma de pié medial.

orbital. No hay indicios del proceso en forma de pié lateral ni de la expansión posterior del proceso en forma de pié medial, como existe en boidos actuales y recordando la reducción de éstos presente en booideos derivados. La articulación con el frontal posee la típica estructura cóncava para recibir la proyección lateral del frontal, aunque ésta es mucho más cóncava que en boidos, y semejante a la condición presente en booideos actuales como *Exiliboa* y tropidofidos.

- *Postorbitario*

Se ha preservado el postorbitario izquierdo incompleto, faltando los extremos anterodorsal y ventral. Este hueso posee una forma trirradiada, constando de una rama anterodorsal, una posterodorsal, y una ventral. Así, el extremo dorsal se encuentra netamente bifurcado, siendo la rama anterodorsal la parte más desarrollada de la sección dorsal del postorbitario. En vista dorsal, se observa claramente la faceta articular con el frontal y/o parietal, probablemente aplicándose sobre el borde orbital del/los mismos. La rama posterodorsal exhibe forma de cuña, generando junto a la rama

ventral un ángulo agudo. La rama ventral posee una leve curvatura, siendo cóncava en



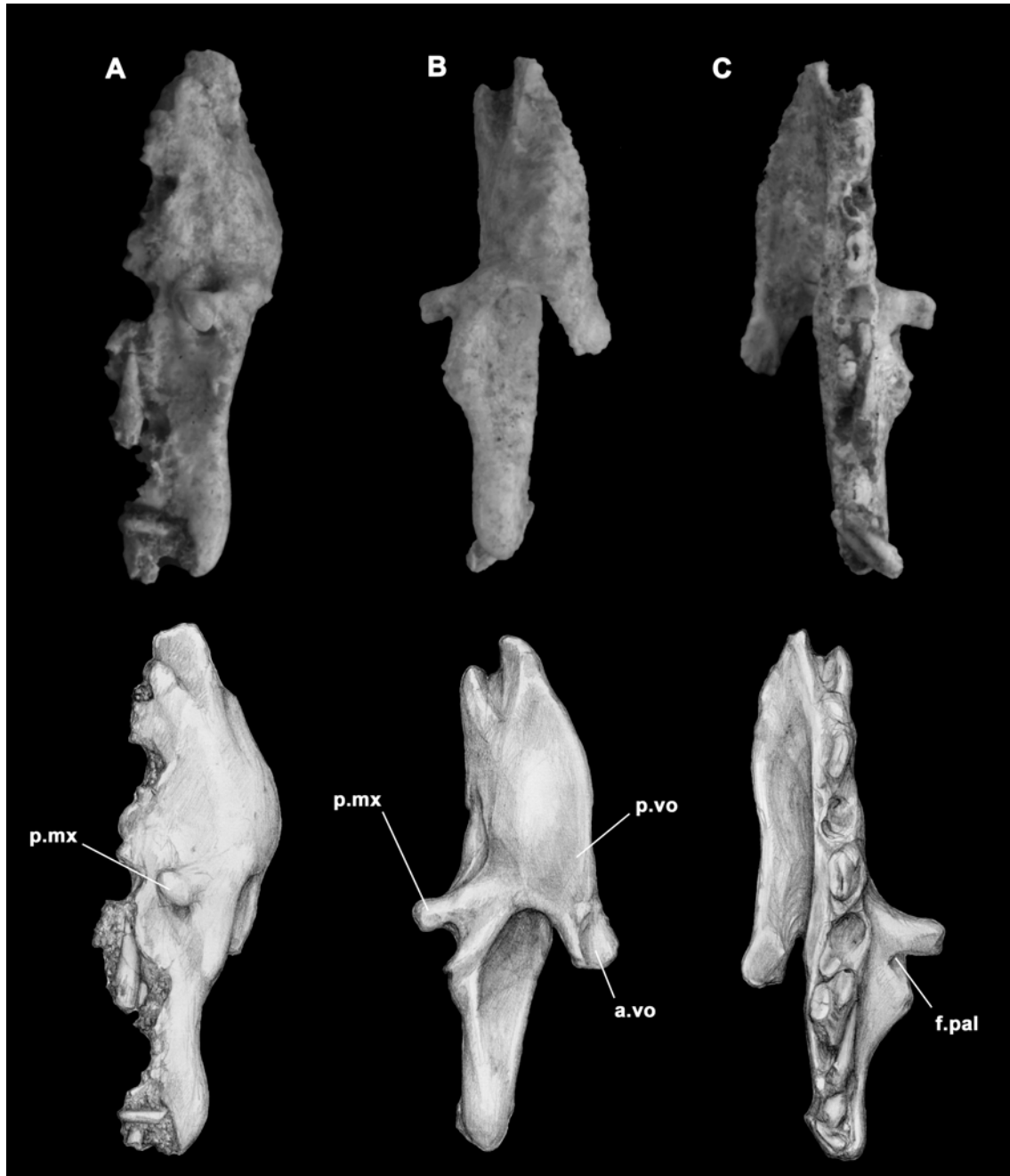
**Figura 62.** Postorbitario derecho del Taxón A en vistas ventromedial (A) y dorsolateral (B).

vista anterior (orbital) y convexa en vista posterior. Lamentablemente no se ha conservado el extremo ventral de la misma, por lo que se desconoce si el postorbitario entraba en contacto con el maxilar o el ectopterigoides. Esta conformación trirradiada y grácil se encuentra presente en tropidofidos y caenofidos basales (*Acrochordus*, *Xenodermus*), difiriendo de la mayoría de los booideos, los cuales poseen un extremo dorsal amplio y, en algunos casos (e.g. *Python*) levemente bifurcado.

- *Palatino*

El palatino del Taxón A presenta una importante longitud, tanto en el proceso dentígero como en la parte posterior de este hueso. Posee ocho posiciones dentarias, conservando la base de los dientes 2, 4, 6 y 8. La base de estos dientes es transversalmente comprimida, alojándose en depresiones discretas de contorno rectangular, estando claramente separadas una de otra por la cresta interdental. El proceso vomerino del palatino se encuentra conformado por una amplia placa ósea cóncava en vista ventral, al igual que en *Dinilysia* (Estes *et al.*, 1970; obs. pers.), *Anilius scytale* y tropidofidos. Esta placa ósea se extiende desde la articulación con el pterigoides hasta la altura del proceso maxilar, aunque se prolonga un poco más hacia delante mediante una proyección que posee en su cara medial una pequeña

concavidad. Dicha concavidad se contacta con el prevomer en algunos anilioideos, por lo que se infiere que el Taxón A poseía dicho contacto entre esos elementos. La articulación con el pterigoides se llevaba a cabo mediante el extremo posterior del palatino, el cual exhibe dos procesos de diferente longitud, siendo el medial el más proyectado posteriormente y de mayor

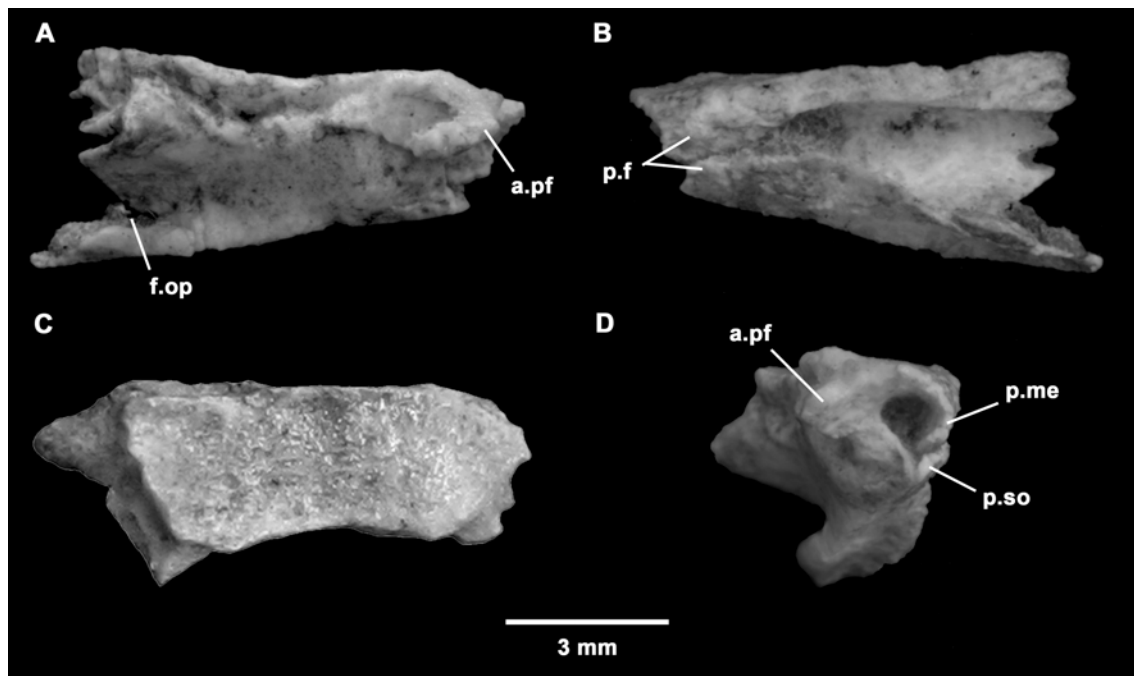


**Figura 63.** Palatino derecho del Taxón A, en vista lateral (A), dorsal (B), y ventral (C). a.vo, área de contacto con el vomer, f.pal, foramen palatino, p.mx, proceso maxilar, p.vo, proceso coanal (vomerino).

desarrollo vertical. De esta manera, estos procesos envolverían lateral y medialmente al proceso palatino del pterigoides, condición presente en Macrostromata. El proceso maxilar se encuentra reducido en longitud, condición similar a la que presentan *Exiliboa* y *Ungaliophis*, diferenciándose del proceso elongado presente en tropidofidos. Así, este corto proceso maxilar se proyecta claramente en dirección lateral. En vista dorsal se puede apreciar una cresta dirigida lateralmente, justo por delante de la salida del foramen palatino (correspondiente al nervio X). En esa misma posición se conforma una concavidad circunscripta por el proceso maxilar posteriormente y por esta cresta dorsalmente, la cual sirvió de área de articulación con el proceso palatino del maxilar.

- *Frontal*

En aspectos generales el frontal exhibe una conformación netamente rectangular, con su eje mayor paralelo al eje longitudinal craneano. De esta manera el frontal del Taxón A se diferencia claramente de los booideos basales (e.g. *Boa*, *Python*), y se asemeja a los Tropidophiidae y Caenophidia,



**Figura 64.** Frontal derecho del Taxón A. A, vista lateral; B, vista medial; C, vista dorsal; vista anterior. a.pf, articulación con el prefrontal, f.op, región anterior del foramen óptico, p.f, pilar interolfatorio, p.me, pilar medial, p.so, proceso subolfatorio.

en los cuales el frontal es claramente más largo que ancho. Además, el borde posterior encargado de articular con el parietal es perpendicular al eje longitudinal. Así se diferencia de la forma triangular presente en anilioideos y formas fosoriales de colubroideos, los cuales exhiben una conformación triangular en los frontales debido al tipo de contacto entre los frontales y el parietal. Anteriormente, puede observarse la articulación con el prefrontal, la cual posee la típica conformación presente en aletínofidios, esto es, un pequeño proceso en el sector dorsoanterior del frontal rodeado por un reborde del plano dorsal. En vista medial, puede observarse que el pilar interolfatorio se encuentra completamente conformado, aunque el pilar medial no llega a fusionarse con el proceso subolfatorio, recordando la condición presente en aletínofidios (excepto *Caenophidia*; ver Rieppel, 2007). No se observa faceta articular para los elementos del bloque nasal.

- *Dentario*

Existen 15 dientes/posiciones dentarias, conservándose sólo 6 dientes en sus correspondientes “alveolos”. Al igual que en otras serpientes, estos espacios de inserción para los dientes se encuentran conformados por la pared lateral del dentario más el septo interdental; es de destacar que las posiciones dentarias anteriores poseen un mayor desarrollo y profundidad que las posteriores. Los dientes poseen una conformación típicamente cónica, reduciéndose en tamaño posteriormente, aunque no existen indicios de una diferenciación dentaria marcada como sucede en ciertos boinos (e.g. *Epicrates*) donde existen dientes anteriores de gran tamaño. En vista lateral, el dentario posee un sólo forámen mentoniano alojado anteriormente, característica típica de aletínofidios, diferenciándose de *Najas rionegrina* y madtsoideos, en los cuales pueden existir dos o tres forámenes mentonianos. El proceso dentígero posee la misma extensión que el proceso ventral, distinto de otros Macrostromata (e.g. colubroideos) donde el proceso dentígero se encuentra desarrollado caudalmente más allá del límite posterior del proceso ventral. En vista medial, se observa el surco

para el cartílago de Meckel extendido a lo largo de todo el dentario, el cual finaliza justo antes del extremo anterior del dentario.

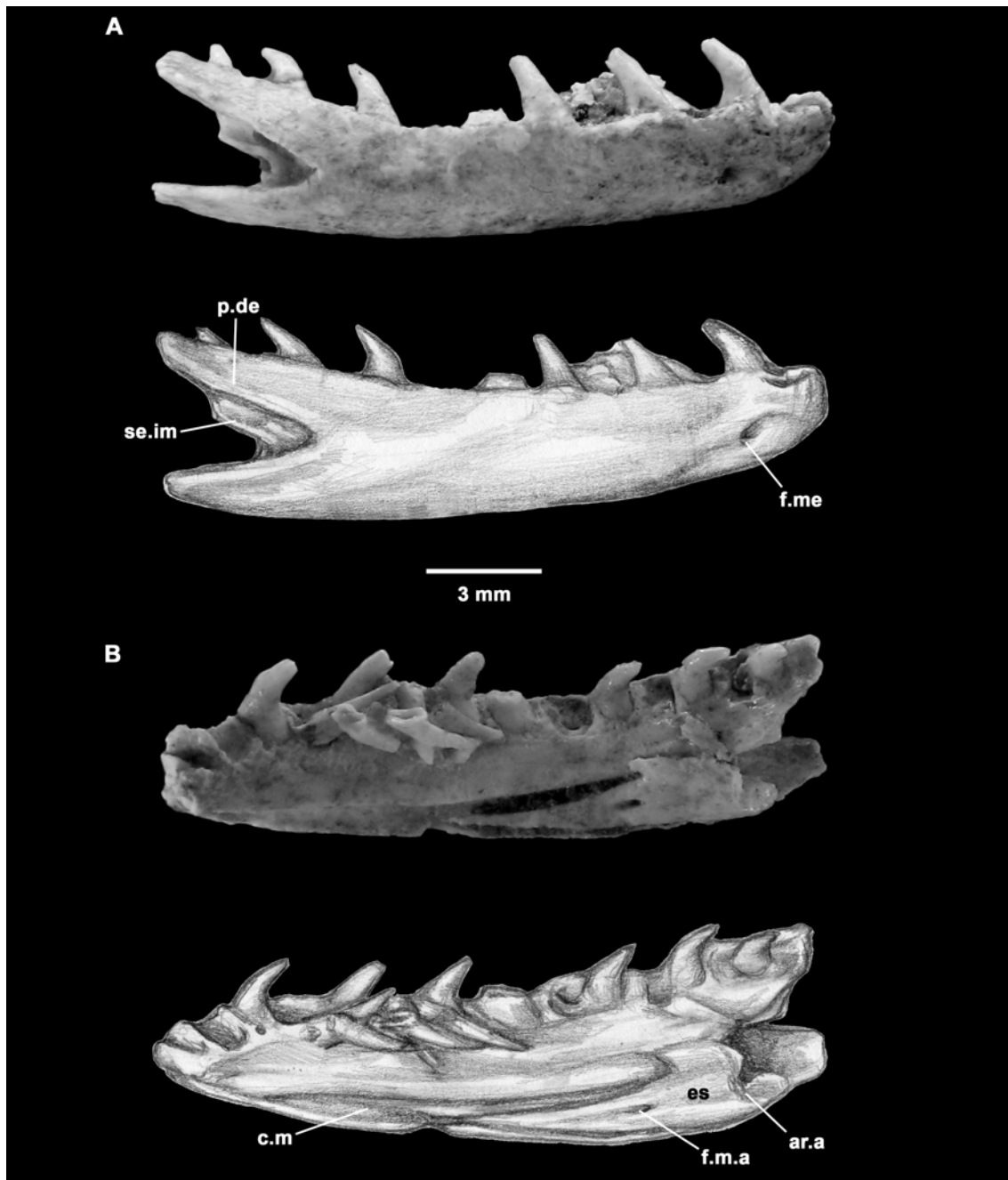


Figura 65. Dentario y esplenial derechos del Taxón A en vista lateral (A) y medial (B). ar.a, articulación con el hueso angular, c.m, surco meckeliano, es, esplenial, f.me, foramen mentoniano, f.m.a, foramen milohioideo anterior, p.de, proceso dentígero, se.im, septo intramandibular.

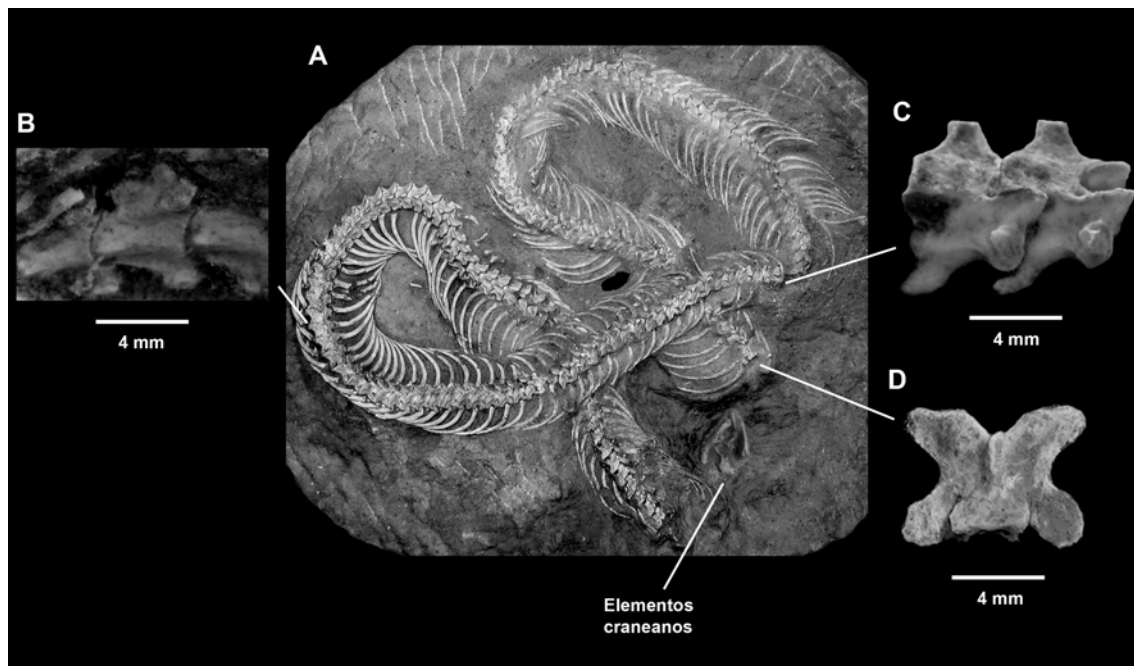
- *Esplenial*

En líneas generales, el esplenial recuerda principalmente a las serpientes basales y a los Macrostromata basales. Esto se debe a la presencia

de un importante desarrollo anterior del proceso anterior, el cual se extiende a lo largo de casi todo el sector anterior del surco meckeliano, afinándose y terminando en un extremo anterior aguzado. Además, exhibe una conspicua escotadura dorsal, la cual se encuentra conformada dorsal y posteriormente por un proceso dorsal bien marcado. En el sector medio del hueso se encuentra un único foramen milohioideo, y posteriormente se puede observar la faceta de contacto con el angular, la cual posee una conformación cóncava. El esplenial posee una escotadura dorsal y se extiende anteriormente cubriendo medialmente el surco meckeliano.

### ***Postcráneo***

El esqueleto postcraneano del ejemplar MHNC 1321 asignado al nuevo Taxón A consta de 143 vértebras troncales con sus correspondientes costillas articuladas, comenzando esta secuencia en las vértebras troncales anteriores



**Figura 66. A, holotipo del Taxón A (MHNC 1321), mostrando las distintas morfologías vertebrales conservadas. B, vista ventral de vértebras troncales medias. C, vista lateral de vértebras troncales anteriores. D, vista dorsal de vértebra troncal media.**

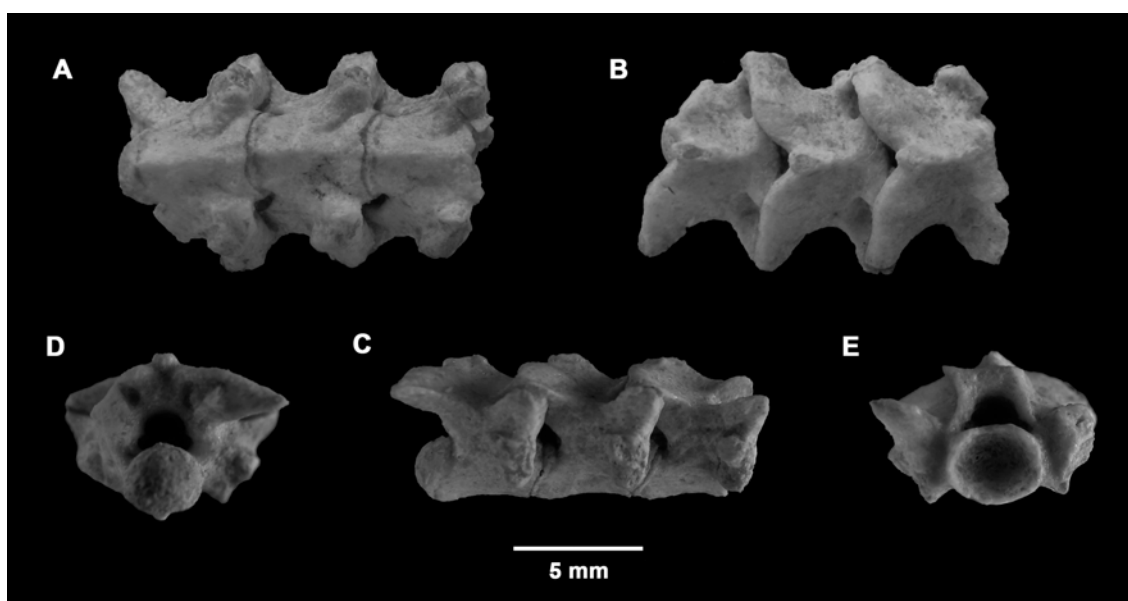
(aproximadamente en la 10-12 vértebra) y finalizando en la región troncal posterior. Además, se han hallado vértebras aisladas idénticas a las del ejemplar

holotipo (MHNC 13386 y MHNC 13388), lo cual nos permite conocer en detalle la morfología vertebral de esta serpiente, al menos la región troncal.

En general, las vértebras poseen una morfología comparable a los Macrostromata, esto es, vértebras con un centro más largo que ancho, espinas neurales desarrolladas, y el arco neural no deprimido. Sin embargo, como se describirá a continuación, el conjunto de caracteres reconocidos en el Taxón A resulta una mezcla de caracteres presentes en formas basales (e.g. Anilioidea) y formas derivadas (Colubroidea).

- *Vértebras troncales anteriores*

En el ejemplar holotipo pueden apreciarse en vista lateral, anterior y dorsal algunas vértebras troncales anteriores, probablemente las últimas de esta región. El arco neural es algo deprimido dorsoventralmente en comparación con los Boidae, aunque no alcanza a la condición presente en Anilioideos. La espina neural es relativamente pequeña, ocupando sólo la región posterior del arco neural justo por encima del ziganthro, recordando el desarrollo de ésta en *Ungaliophis* y *Exiliboa*. No existen indicios de foramen parazigantral ni procesos prezigapofisiarios al igual que en *Tropidophis* y *Trachyboa*. El borde anterior del zigosfeno es levemente cóncavo, y las diparapófisis se encuentran bien desarrolladas y proyectadas lateralmente. En



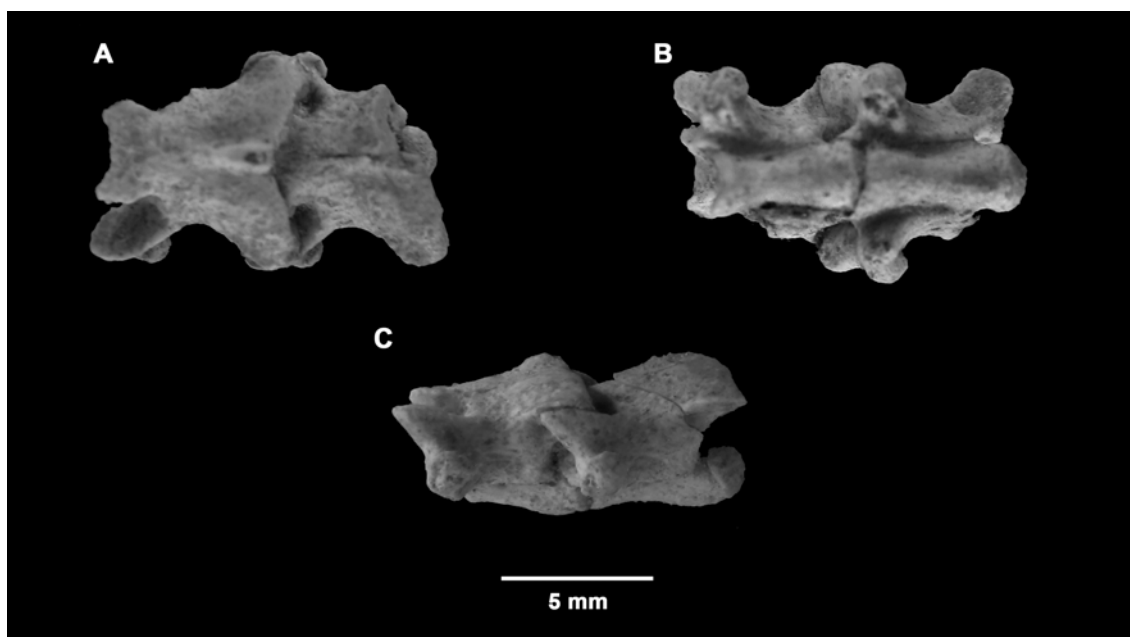


**Figura 67. Material asignado al Taxón A (MHNC 13486), consistente en tres vértebras troncales medias. A, vista ventral; B, vista dorsal; C, vista lateral; D, vista posterior, E, vista anterior.**

vista lateral, puede apreciarse claramente la presencia de hipoapófisis, las cuales poseen una morfología tubular y un extremo distal aguzado.

- *Vértebras troncales medio-posteriores*

En general, las vértebras troncales medias poseen una forma más cuadrangular que las troncales anteriores, debido a la mayor proyección de las prezigapófisis. Además, el arco neural reduce su altura en conjunto con la espina neural. El centro vertebral posee forma triangular, con una carena hemal bien definida a lo largo de la serie vertebral conservada. En el ejemplar referido MHNC 13487 puede apreciarse la conformación de un surco entre la carena hemal y la paradiapófisis, lo cual ocurre normalmente en las vértebras troncales posteriores de la mayoría de los Alethinophidia. De esta manera, el Taxón A se diferencia claramente de la condición



**Figura 68. Material asignado al nuevo Taxón A (MHNC 13487), consistente en dos vértebras troncales posteriores. A, vista dorsal; B, vista ventral; C, vista lateral.**

presente en Bolyeriinae, tropidofidos y la gran mayoría de los Caenophidia (excepto Colubrinae y Dipsadidae), los cuales poseen conspicuas hipoapófisis a lo largo de toda la serie troncal. No hay indicios de foramen paracotilar,

condición presente en *Ungaliophis*, *Exiliboa*, y otros Macrostromata. No se observa proceso prezigapofisiario al igual que en *Tropidophis* y *Trachyboa*. El borde posterior del zigosfeno es recto a levemente cóncavo.

- *Costillas*

Las costillas poseen la morfología típica de Macrostromata, con una región articular conformada por dos superficies claramente diferenciadas, y una vara curva de variada longitud, dependiendo ésta de la posición en la columna vertebral. Otro carácter de interés es la presencia de un proceso tuberculiforme, el cual se encuentra ampliamente distribuido en las serpientes, y el cual sirve de área de inserción para el m. tuberculocostalis (ver Gasc, 1967).

## **6.2 Descripción del esqueleto craneano de una nueva serpiente Macrostromata (Taxón B)**

Dentro de los materiales de serpientes recuperados en la localidad de Tiupampa, se destaca un pequeño cráneo excelentemente preservado. En este sentido es importante remarcar que este nuevo ejemplar constituye el representante más antiguo de una serpiente avanzada que preserve partes del cráneo y dentición. Por ello, el objetivo de este capítulo es la descripción minuciosa de este relevantes especimen, haciendo especial énfasis en la dentición y estructura del maxilar.

### **Sistemática Paleontológica**

**Serpentes Linnaeus 1758**

**Alethinophidia Nopcsa, 1923**

**Macrostromata Müller, 1831**

**Gen. et sp. nov.**

**Diagnosis:** serpiente de pequeño tamaño que presenta una morfología del vomer primitiva, consistente en un hueso elongado y con escasa

participación en la formación de la fenestra vomeronasal. Maxilar con diastema y dos dientes posteriores con un tamaño marcadamente mayor que los precedentes. Frontal más largo que ancho, parietal sin procesos supratemporales. Postorbitario bifurcado proximalmente. Palatino con un proceso vomerino (coanal) desarrollado.

**Material referido:** El ejemplar MHNC 13323 consiste en un pequeño cráneo articulado, el cual presenta un buen estado de preservación, con excepción de dos de los elementos (prefrontal y parietal) los cuales muestran una leve deformación. Este espécimen se encuentra constituido por los siguientes elementos: septomaxilar izquierdo incompleto, vomer izquierdo incompleto, maxilar izquierdo, palatino izquierdo, ectopterigoides izquierdo, fragmento anterior de pterigoides izquierdo, prefrontal izquierdo, ambos frontales, paraesfenoides, postorbitario izquierdo y parietal.

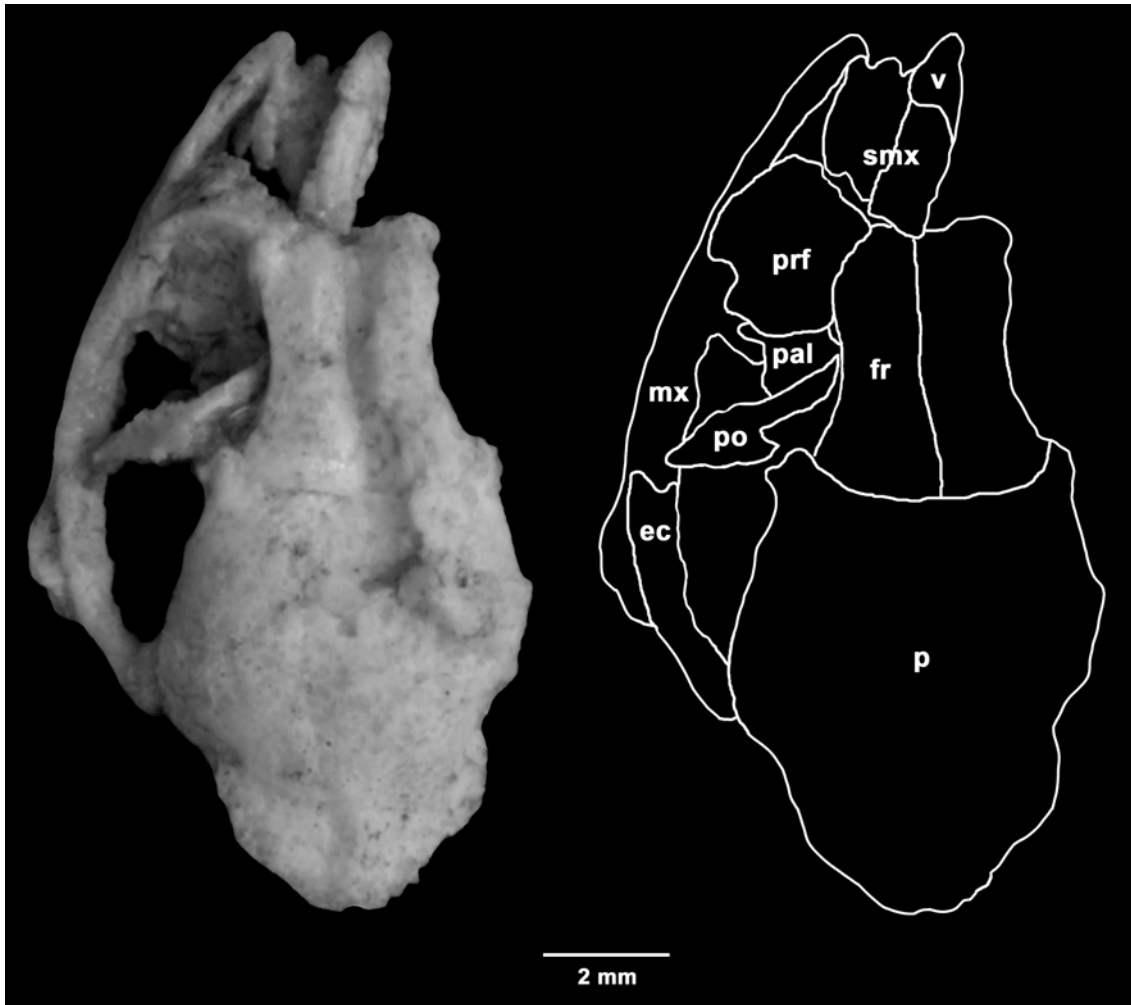
**Procedencia geográfica y estratigráfica:** Tiupampa, 100 km al Sudeste de la ciudad de Cochabamba, Departamento de Cochabamba, Bolivia. El espécimen fue exhumado de los niveles medios de la Formación Santa Lucía (Paleoceno Inferior-Medio, ver Cap. 5.1), consistentes en areniscas conglomerádicas finas con lentes intercalados de pelitas.

### ***Descripción anatómica***

- *Vomer*

El vomer se encuentra levemente desplazado hacia atrás e inclinado oblicuamente de su posición original. Este hueso posee una longitud comparable a la presente en aletínofidios actuales, excepto los Caenophidia, los cuales muestran una importante reducción posterior del vomer. La región anterior, aunque algo deteriorada, parece estar completa. En vista ventral puede apreciarse que dicha parte posee forma triangular, acuñándose anteriormente con el septomaxilar y sobrepasando anteriormente al vomer, condición presente en la mayoría de los Macrostromata. En el tercio anterior puede apreciarse una concavidad bien marcada en el borde lateral, la cual se corresponde con el borde ventral de la fenestra vomeronasalis. Esta parece estar completa, pudiéndose observar

que el borde posterolateral de la misma no sobrepasa la línea transversal media de ésta. Esta condición se encuentra presente en los aletinofidios con excepción de los Caenophidia, en los cuales el vomer forma el borde lateral



**Figura 69.** Vista dorsal del cráneo del Taxón B. ec, ectopterigoides, fr, frontal, mx, maxilar, p, parietal, pal, palatino, pfr, prefrontal, po, postorbitario, smx, septomaxilar, v, vomer.

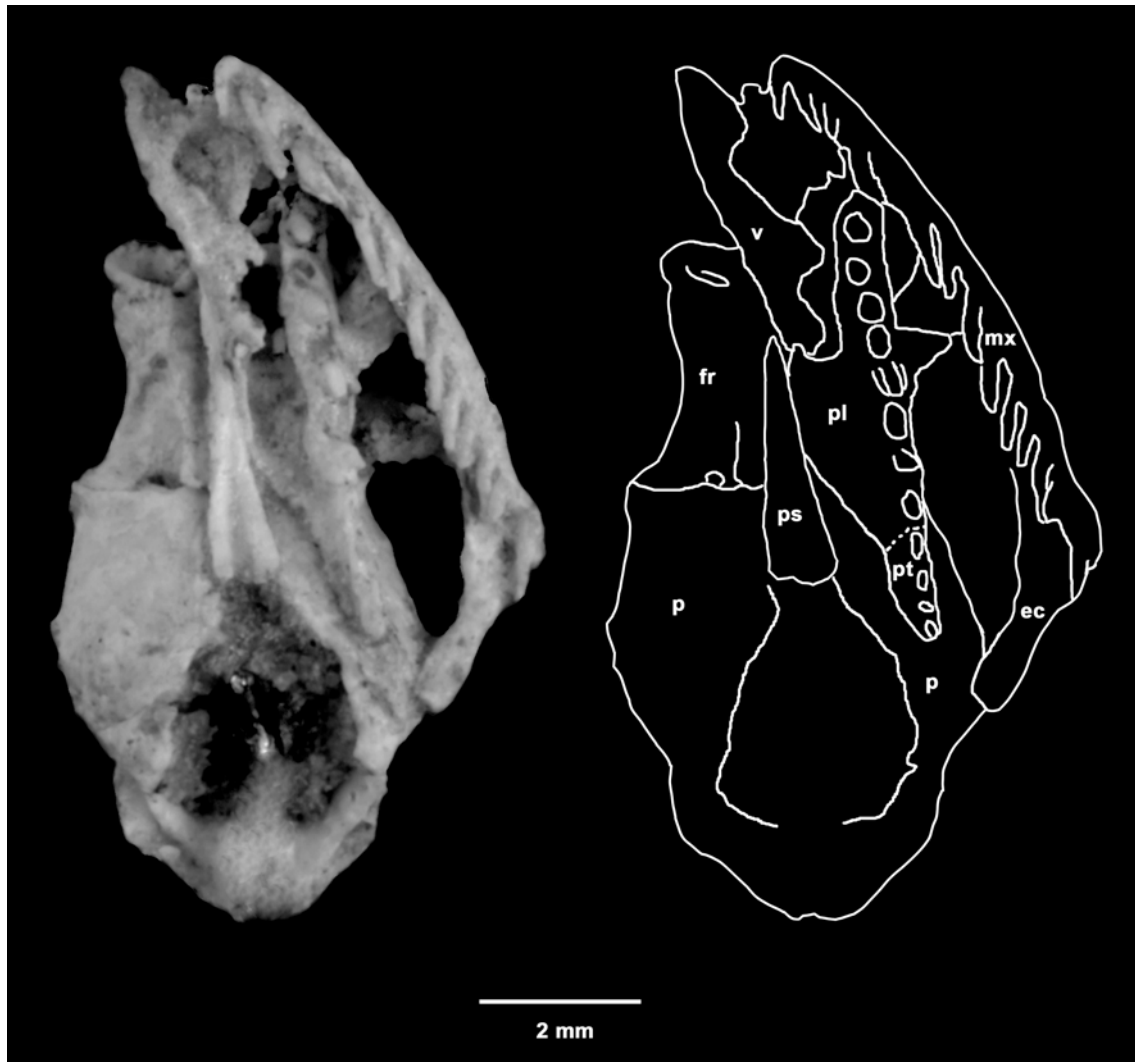
de la fenestra vomeronasalis, encapsulando casi por completo al órgano de Jacobson (Groombridge, 1979). Aunque incompletas, podemos conocer la morfología de ambas láminas posteriores. La lámina posterior horizontal (palatina) posee un desarrollo equivalente al presente a Anilioidea y Macrostromata basales. De esta manera contrasta con el escaso o nulo desarrollo que posee esta lámina en los Caenophidia. La lámina posterior vertical también posee un buen desarrollo posterior, careciendo de la gran fenestra comúnmente presente en colubroideos, incluso no hay indicios de

un foramen en esta región, lo cual es usual en booideos. Usualmente en Macrostromata basales el extremo posterior de la lámina posterior vertical sobrepasa el borde anterior del frontal, contrastando con la corta extensión observada en los Caenophidia. Lamentablemente, debido al desplazamiento que sufrió el vomer en el taxón B, no es posible conocer con certeza esta condición, aunque por la longitud que posee este hueso, es muy probable que haya sobrepasado el borde anterior del frontal como ocurre en Anilioideos y Macrostromata basales. Aunque con dificultad, en vista dorsal puede apreciarse un foramen de importantes dimensiones alojado por encima y por detrás de la región correspondiente a la cupola jacobsoni. Este foramen (se desconoce si existían más) se corresponde con la salida para el nervio vomeronasal. Esta morfología parece indicar que el Taxón B no poseía la placa cribosa presente en Caenophidia, probablemente la salida del nervio vomeronasal de la cupola jacobsoni se efectuó a través de uno o más forámenes, condición presente en Anilioideos y Macrostromata basales.

- *Septomaxilar*

Este hueso se encuentra prácticamente completo, careciendo sólo del extremo anterior del proceso premaxilar, más específicamente de la superficie de contacto con este último elemento. Al igual que el vomer, este hueso posee una importante longitud y se encuentra desplazado de su posición de vida. Posee un importante proceso lateral, bien amplio en su base y con un proceso dorsal lateral proyectado posteriormente, cuyo extremo más posterior probablemente esté roto. Esta morfología es típica de las serpientes actuales, excepto los Caenophidia que exhiben una importante reducción del proceso lateral, llegando en la mayoría de los casos a carecer del proceso dorsal posterior de dicho proceso lateral (excepto *Xenodermus javanicus*). La región media del septomaxilar se encuentra ocupada por la sección correspondiente con la cupola jacobsoni, formando el techo y una pequeña porción dorsal del sector lateral de la misma. Posteriormente, el septomaxilar posee un modesto proceso posterior, el cual se encuentra en contacto con el sector mediodorsal del frontal. Esta posición, sin embargo,

resulta un artefacto de preservación debido al leve desplazamiento posterior del septomaxilar. El extremo del proceso posterior no posee la superficie condilar que presentan muchos colubroideos (ver Rieppel, 1978, 2007; Cundall y Shardo, 1995), los cuales poseen una amplia superficie (cóndilo)



**Figura 70.** Vista ventral del cráneo del Taxón B. ec, ectopterigoides, fr, frontal, mx, maxilar, p, parietal, pal, palatino, pfr, prefrontal, po, postorbitario, ps, paraesfenoides, smx, septomaxilar, v, vomer.

que contacta a un labio anteriormente proyectado del proceso subolfatorio del frontal. Sin embargo, no debe descartarse un contacto septomaxilar-frontal, ya que algunos colubroideos (e.g. *Pareas*, *Micrurus*) poseen un amplio contacto de este tipo sin necesidad de poseer superficies particularmente desarrolladas para este contacto.

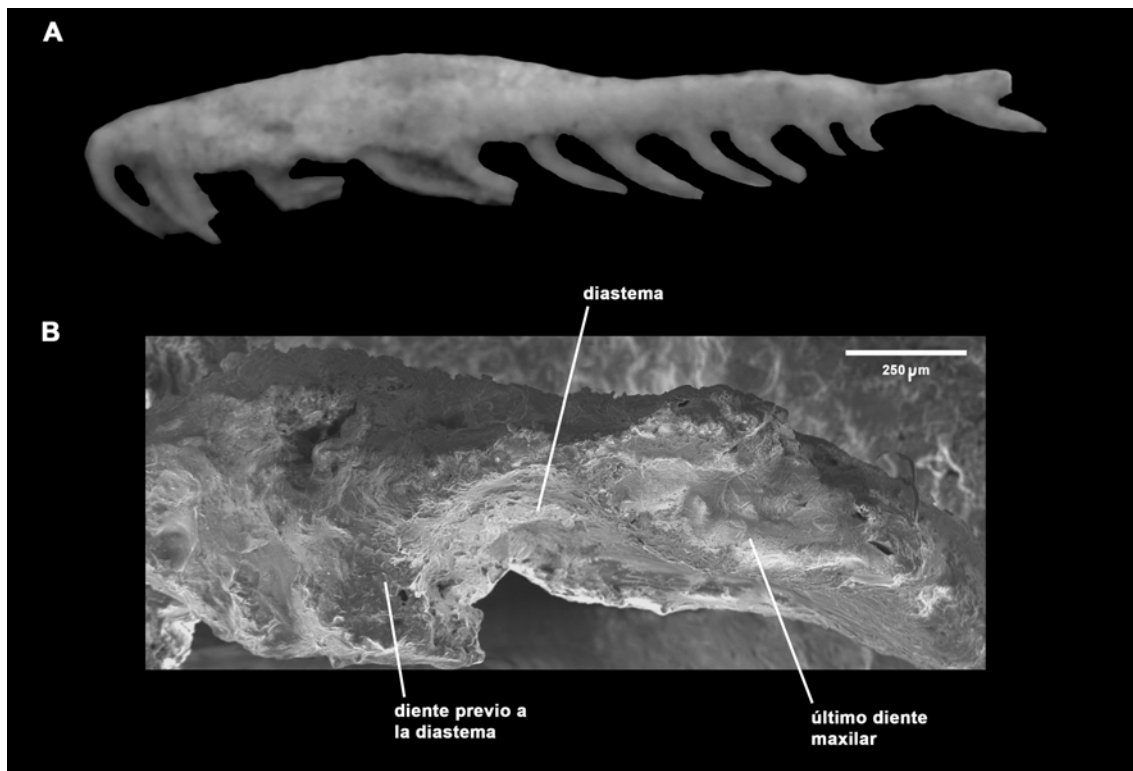
- *Prefrontal*

Este hueso se encuentra completo, algo rotado en sentido medial. La lámina lateral, encargada de cubrir la glándula nasal y el aditus conchae, se encuentra muy reducida, condición similar a la presente en *Anilius*, *Yurlunggur* (Scanlon, 2007) y Colubroides. Ventralmente, puede observarse que sólo el sector más posterior del borde ventrolateral contacta a la superficie dorsal del maxilar. La lámina dorsal se encuentra fuertemente reducida, indicando que probablemente no existía un contacto con el nasal como ocurre en booideos actuales. En vista posterodorsal, puede apreciarse la existencia de dos procesos en forma de pié, los cuales conforman junto al maxilar el foramen lacrimal, esta conformación difiere de la presente en Anilioideos, Pythoninae y Caenophidia, en los cuales el foramen lacrimal se encuentra conformado enteramente por el prefrontal. El proceso en forma de pié medial es corto y ancho, y contacta tanto al maxilar como al palatino, mientras que el proceso en forma de pié lateral posee un escaso desarrollo y contacta enteramente al maxilar. Lamentablemente, no es posible observar la región anteromedial del prefrontal, zona en la que se encuentra el proceso anteromedial, el cual es una característica presente en la gran mayoría de los Colubroides.

- *Maxilar*

Este hueso se ha preservado completo, exhibiendo una importante longitud (9 mm). En vista ventral, puede apreciarse que el sector anterior del maxilar se curva levemente en sentido medial, siendo el resto del hueso recto. En vista lateral, el maxilar va adquiriendo altura hasta llegar a la altura del contacto con el prefrontal; luego de este punto, va reduciendo su altura hasta llegar a la zona de la diastema dentaria, donde alcanza su menor altura, exhibiendo una morfología aplanada. El proceso palatino se encuentra bien proyectado medialmente, exhibiendo una conformación cuadrangular, estando alojado justo por delante del punto medio del maxilar. Este proceso entra en contacto con el proceso maxilar del palatino en su borde posterior, hallándose solapado por encima de este proceso del

palatino. Posteriormente, puede apreciarse un proceso ectopterigoideo aplanado y aplicado sobre la superficie del cuerpo del maxilar, alojado en la región de la diastema dentaria, al igual que en Colubroides que poseen esta interrupciónn dentaria (ver McDowell, 1986); este proceso se encuentra en contacto con el proceso medial anterior del ectopterigoides, al igual de lo que puede observarse en Colubriiformes actuales. La dentición maxilar se ha conservado satisfactoriamente, presentando 18 posiciones dentarias más dos posteriores, estas últimas estando separadas de las demás por una notoria diastema. Se conservaron 14 dientes, los cuales poseen características típicas de los Macrostromata, esto es, dientes elongados con un ápice agudo, y con una marcada flexión posterior a partir del tercio superior de los mismos. Además, poseen un tamaño similar, aunque se aprecia una sensible reducción de tamaño en los dientes más posteriores previos a la diastema. Debido a la preservación, no es posible distinguir crestas longitudinales, las



**Figura 71.** Maxilar izquierdo del Taxón B en vista lateral (A); B, imagen de microscopio electrónico de barrido (SEM) mostrando el sector posterior del maxilar en vista lateral.

cuales han sido observadas en los sectores medial y lateral de los dientes maxilares de Colubriiformes (Vaeth et al., 1985). Por detrás del diente 18,



existe una importante diastema hasta llegar al ultimo diente. Este posee una longitud y una morfología similar a las piezas dentarias medias precedentes, existiendo por detrás de éste una ultima posición dentaria alojada en el extremo posterior del maxilar.

- *Palatino*

El palatino izquierdo se ha conservado satisfactoriamente, faltando sólo algunas piezas dentarias. Este hueso presenta un proceso maxilar de conformación algo triangular y proyectado lateralmente, alojado aproximadamente en el sector medio del palatino. Como se dijo previamente, este proceso entra en contacto con el proceso palatino del maxilar a través de un solapamiento siendo este último proceso el que se encuentra por encima del proceso maxilar del palatino. Probablemente, este tipo de contacto entre estos dos huesos sea producto del desplazamiento postmortem, resultando en un artefacto de preservación. La base del proceso maxilar se encuentra perforada por el foramen correspondiente a la rama maxilar del nervio trigémino, al igual que en algunos Anilioidea (e.g. *Cylindrophis*), Tropidophiidae (e.g. *Trachyboa*) y Colubroides en general. En el sector medial puede apreciarse un amplio proceso coanal (vomero) de características similares al presente en *Dinilysia*, Anilioidea y algunos Macrostromata (e.g. *Tropidophis*), el cual posee como base todo el sector posterior medial del palatino. Lamentablemente, no es posible observar el tipo de contacto que posee el palatino con el pterigoides, debido a que esta zona se encuentra deteriorada. En vista ventral se observan 8 posiciones dentarias, claramente definidas por bolsillos subcirculares. Se han preservado algunos de los dientes palatinos, los cuales exhiben una sección subcircular, estando recurvados posteriormente al igual que los dientes maxilares, con los cuales comparten un diámetro similar. Esta homogeneidad dentaria ha sido observada por Mahler y Kearney (2006) en Colubroides (excepto Elapidae), contrastando con la marcada diferencia en tamaño observada en otros Alethinophidia.

- *Pterigoides*

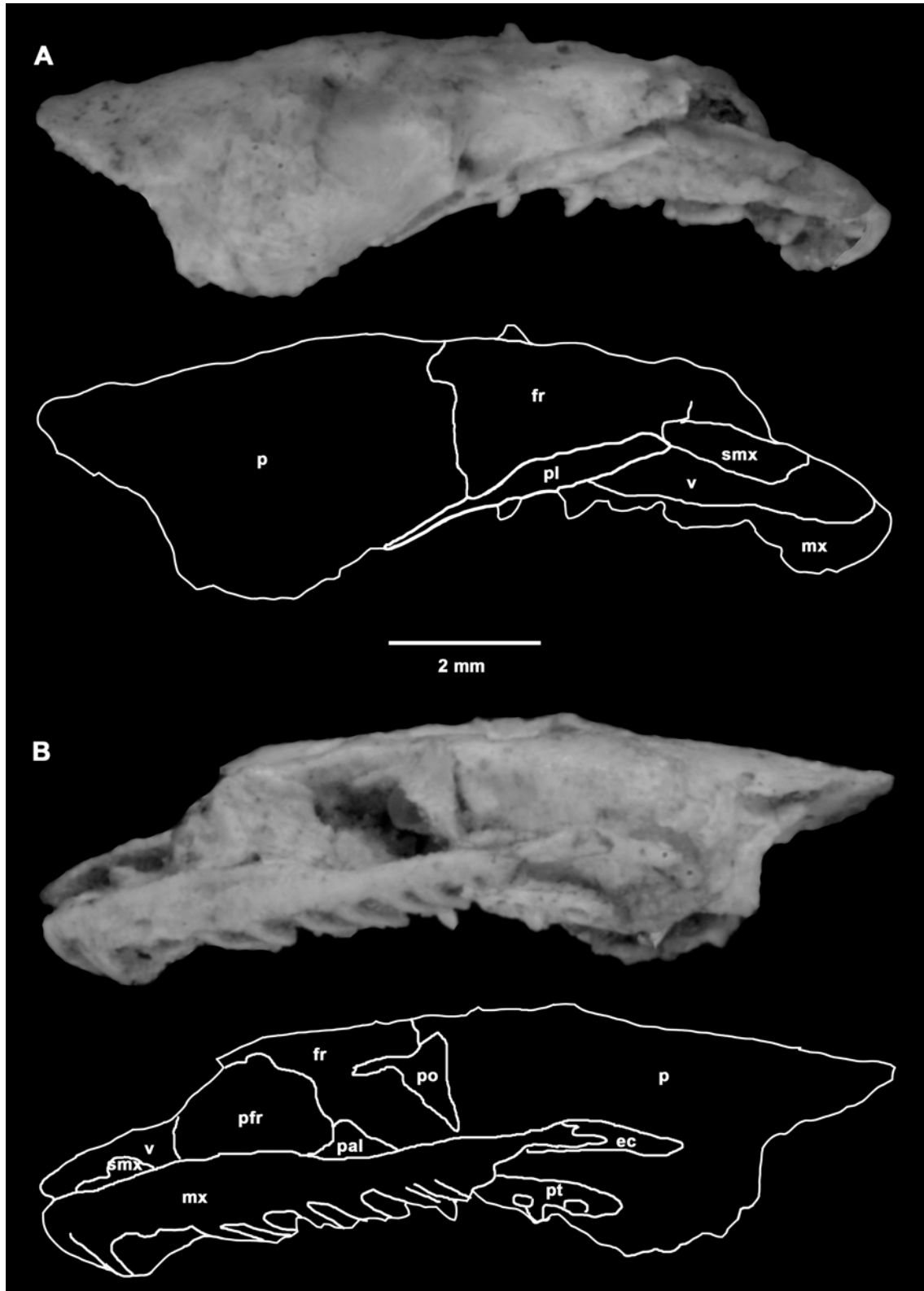


Figura 72. Vista lateral derecha (A) e izquierda (B) del cráneo del Taxón B. ec, ectopterygoides, fr, frontal, mx, maxilar, p, parietal, pal, palatino, pfr, prefrontal, po, postorbital, smx, septomaxilar, v, vomer.

Se ha conservado el extremo más anterior de la rama palatina del pterigoides izquierdo articulada con el palatino. Estos elementos se relacionan mediante una sutura oblicua, estando el extremo correspondiente al pterigoides dispuesto lateralmente, proyectándose anteriormente del extremo posterior del palatino. Este pequeño fragmento de pterigoides presenta 4 posiciones dentarias, conservando un solo diente, el cual resulta ligeramente más pequeño que los observados en el palatino, condición similar a la presente en *Macrostromata*. El único diente preservado resulta de sección subcircular, presentando una muy leve curvatura posterior.

- *Ectopterigoides*

Este elemento se encuentra completo y no parece haber sufrido deformación, con excepción del borde interno del proceso medial anterior, el cual parece haber sido dañado durante la preparación. En aspectos generales es un hueso elongado, con una región articular posterior y una anterior, siendo algo curvado medialmente. El extremo posterior posee forma redondeada, observándose claramente que la superficie de articulación con el pterigoides se encontraba ventralmente. Hasta llegar al extremo articular anterior, existe una extensión tubular breve. El extremo anterior posee una conformación aplanada y cuadrangular, aunque finaliza en dos procesos anteriores, uno lateral y uno medial, los cuales se hallan en contacto con la región más posterior del maxilar, al parecer sin llegar a contactar el extremo ventral del postorbitario. El proceso anterior lateral es más bien breve, aplicándose sobre la superficie dorsal del maxilar. El proceso anterior medial es un poco más elongado y grácil, estando en contacto con la superficie medial del proceso ectopterigoideo del maxilar.

- *Postorbitario*

El postorbitario posee forma recurvada. Dorsalmente, se encuentra bifurcado en un proceso anterior de mayor longitud y en uno posterior de menor longitud. Como se dijera más arriba, el proceso anterior se aplica sobre el tercio posterior del borde dorsolateral del frontal, mientras que el proceso posterior rodea posteriormente al proceso postorbitario del parietal.

En vista lateral, el sector medio del postorbitario es bastante ancho, finalizando centralmente en un extremo ahusado. Al parecer el postorbitario no tiene contacto ventral, ni con el maxilar ni con el ectopterigoides, condición derivada presente en Macrostromata derivados.

- *Frontal*

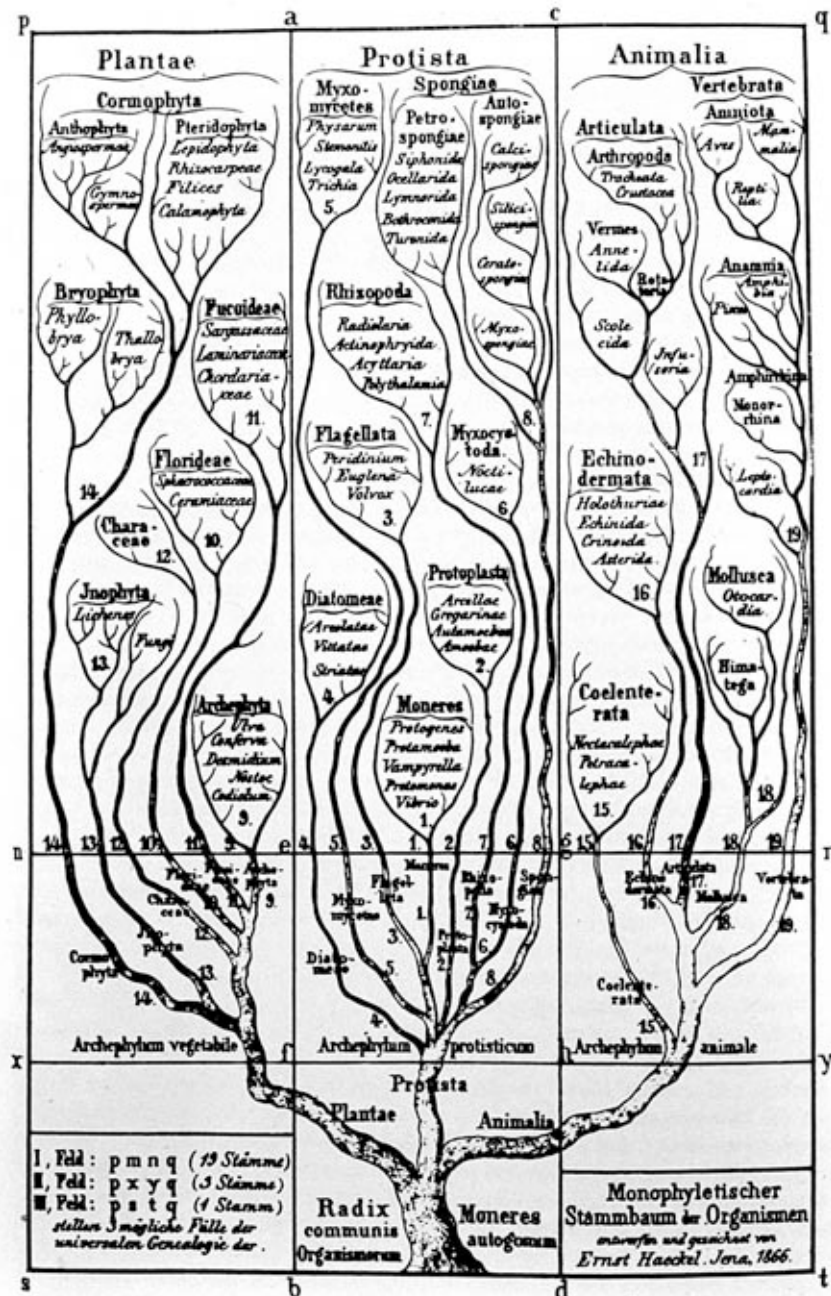
Al igual que en Macrostromata derivados, el hueso frontal posee forma claramente rectangular, siendo su eje mayor el longitudinal. El proceso subolfatorio se encuentra fusionado con el pilar medial, al igual que en *Acrochordus* y colubroideos (Rieppel, 2007). No existen indicios de cresta preorbitaria. El borde dorsolateral es netamente cóncavo, y su parte posterior recibe al proceso anterior del extremo dorsal del postorbitario. Existe un foramen óptico (II) bien desarrollado, el cual se encuentra conformado por partes iguales entre el frontal y el parietal, excluyendo al paraesfenoides de la conformación del mismo. De esta manera, la conformación del foramen óptico difiere de la presente en las serpientes avanzadas, en las cuales el piso del foramen óptico se encuentra conformado por el paraesfenoides (ver Underwood, 1967a,b). Anterior al foramen óptico el frontal posee una excavación más o menos tubular, la cual finaliza en el foramen. El borde posterior dorsal, el cual está en contacto con el parietal, es recto en su mayor parte, curvándose levemente hacia los extremos laterales.

- *Parietal*

El parietal se encuentra completo, aunque puede observarse una pequeña deformación en la región anterolateral del mismo. En vista dorsal, el parietal posee una longitud corta, debido a la fuerte reducción o ausencia de los procesos supratemporales. De esta manera, el cuerpo principal de este elemento se encuentra conformado por la región de la tabla parietal (el cual se encuentra notablemente desarrollado en sentido transversal) y por una región posterior que se debió superponer al hueso supraoccipital. Esta morfología se observa en Macrostromata derivados a partir de los

Tropidophiidae, ya que los demás aletínofidos poseen un parietal con una longitud notablemente mayor. En los márgenes laterales no se observan las crestas típicas de muchos colubroideos y tropidofidos para la inserción de la musculatura adductora mandibular, aunque esto puede deberse al estadio ontogenético del ejemplar. En los extremos anterolaterales se encuentran los procesos postorbitarios, los cuales se encuentran constituidos por una proyección más o menos cilíndrica y de extremo romo, la cual se aloja entre los dos procesos del extremo dorsal del hueso postorbitario. Como ya fuera dicho anteriormente, el parietal contribuye en la formación del foramen óptico.

## Capítulo 6 - Análisis de caracteres y formulación de hipótesis filogenéticas



## **6.1 Revisión de las hipótesis filogenéticas propuestas previamente para las serpientes**

A través de los últimos 200 años, naturalistas y científicos han utilizado una serie de caracteres y metodologías en sistemática para lograr conocer las relaciones entre las distintas agrupaciones de serpientes. Muchas de estas investigaciones se llevaron a cabo antes de que se desarrollaran los modernos métodos filogenéticos como la sistemática filogenética; sin embargo, resulta llamativa la similitud de las agrupaciones reconocidas siguiendo tanto los conceptos de la escuela “evolucionista” como los de la sistemática filogenética.

Más allá de la larga historia de estudios anatómicos y sistemáticos acerca de las serpientes, las relaciones filogenéticas de este particular grupo de lepidosaurios permanecen parcialmente sin resolver. Aún en la actualidad, con el advenimiento de técnicas moleculares y un conocimiento cada vez más profundo acerca de los rasgos anatómicos de las especies vivientes, no ha sido posible lograr aún un consenso acerca de las distintas agrupaciones que fueran propuestas para el clado Serpentes. Este escenario se ha visto aún más complicado al intentar incluir en dichas clasificaciones a los taxones fósiles, los cuales han generado crispadas discusiones acerca de su posición en el árbol genealógico de las serpientes (ver Rieppel y Kearney, 2001).

Este capítulo pretende contribuir con la mayor cantidad de información posible a este esfuerzo por conocer en mejor grado las relaciones filogenéticas de las serpientes, incluyendo nuevos taxones, caracteres, y metodologías de análisis, combinando dichas fuentes de información. Para ello, es preciso presentar un rápido repaso de las principales hipótesis filogenéticas previas, para luego poder discutir las con respecto a los resultados obtenidos en esta tesis.

### ***Etapas pre-cladística***

Esta etapa de los estudios filogenéticos de serpientes se caracteriza por la utilización casi exclusiva de caracteres morfológicos, los cuales fueron analizados bajo una visión netamente evolucionista. Llamativamente, muchos autores reconocieron precozmente agrupamientos que hoy en día se han visto confirmados con un cuerpo de información más voluminoso y analizado mediante métodos sistemáticos más rigurosos. Por ejemplo, agrupaciones muy especiosas de serpientes como los Scolecophidia (“víboras ciegas”) y los Colubroidea fueron propuestas desde los primeros intentos de ordenamiento, observándose una notable estabilidad de estos grupos.

El primero en realizar un ordenamiento de los grupos de serpientes fue André Marie Constant Dumeril (1806), el cual utilizó como carácter principal la presencia o ausencia de gastrotegas (escamas ventrales) para definir a los “Homodermes” (sin gastrotegas) que incluyen a los Scolecophidia modernos, y los “Hétérodermes” (con gastrotegas) que incluyen a los Alethinophidia modernos. Otro precursor fue Blasius Merrem (1820) el cual utilizó caracteres pertenecientes al aparato mandibular, creando al grupo “Typhlini” (con mandíbulas rígidas) para los Scolecophidia modernos, y “Glutones” (con mandíbulas móviles) para los demás ofidios. Otros autores (e.g. Müller, 1831; Cope, 1864) continuaron utilizando esta gran dicotomía basal, agregando otros caracteres tales como la estructura del suspensorio o la morfología mandibular. Otro de los órganos tenidos en cuenta para la filogenia de las serpientes han sido los dientes, los cuales fueron utilizados por Duméril (1853) para reconocer a los grupos “Opotérodontes” (por la carencia de dientes en el maxilar o el dentario), Aglyphodontes (dientes carentes de surcos asociados con las glándulas de veneno), Opisthognathes (con dientes posteriores del maxilar acanalados), Proteroglyphes y Solenognathes (dientes anteriores del maxilar con canales intradentarios). Posteriormente a estos ensayos sistemáticos, el naturalista Edward Drinker Cope (1864, 1865) utilizó principalmente caracteres viscerales (como los pulmones y los hemipenes), remarcando su utilidad a niveles microsystemáticos. Los primeros autores en incorporar



información paleontológica fueron George Albert Boulenger (1893) y Werner Janensch (1906). No obstante, es Franz Nopcsa (1923) quien utiliza la información paleontológica (principalmente la aportada por Janensch) más sus descripciones de serpientes marinas provenientes de los Balcanes (e.g. *Pachyophis*) para la formulación de su hipótesis filogenética. Nopcsa reconoció tres grandes agrupamientos de serpientes: los Choloiphidia (principalmente conformado por formas fósiles), los Angiostomata (víboras ciegas, Scolecophidia), y los Alethinophidia (anilioideos y serpientes derivadas). Pero lo más importante de la hipótesis de agrupamiento propuesta por este autor es su inferencia acerca del origen acuático de las serpientes, formando parte de la radiación de los saurios Varanoidea marinos (e.g. mosasaurios, aigialosaurios).

Ya a mediados del siglo XX, el paleontólogo francés Robert Hoffstetter (1939, 1955) sentó las bases de las hipótesis filogenéticas que perduraron hasta la adopción de la sistemática filogenética como metodología predominante. Este autor reconoció las agrupaciones postuladas por Nopcsa, esto es Choloiphidia, Angiostomata y Alethinophidia, y subdividió esta última en Henophidia (pitones, boas y formas similares) y Caenophidia (serpientes más derivadas).

En la segunda parte del siglo XX entraron en escena los herpetólogos Garth Underwood y Samuel McDowell, quienes establecieron las bases de las hipótesis filogenéticas actuales. Underwood (1967a,b) fue uno de los precursores de la utilización de la “evidencia total”, ya que su clasificación de las serpientes se basó en un amplio set de datos fenotípicos, tanto morfológicos como citogenéticos y bioquímicos. Este autor determinó de manera contundente la monofilia de los Scolecophidia (Anomalepididae, Leptotyphlopidae y Typhlopidae) y su posición basal con respecto a las demás serpientes, además de remarcar la naturaleza parafilética de ciertas agrupaciones propuestas anteriormente tales como los Henophidia (Fig. 73).

Por otro lado McDowell (e.g. 1974, 1975, 1979, 1987) revisó las anteriores clasificaciones y definió numerosos caracteres morfológicos, los cuales utilizó para la definición y agrupamiento de varios grupos dentro de “Henophidia” (e.g.

Anilioidea) (Fig. 74). Este autor mantuvo el uso de Choloichia (propuesto por Nopcsa) para agrupar a las serpientes fósiles (Simoliopheididae, Madtsoiidae y Dinilysiidae). Dentro de Simoliopheididae, McDowell incluyó a *Pachyophis* y *Pachyrhachis*, remarcando los caracteres serpentiformes de este último género, infiriendo que estos escamados marinos pudieron pertenecer a un grupo temprano de serpientes marinas aberrantes (McDowell, 1987: 7).

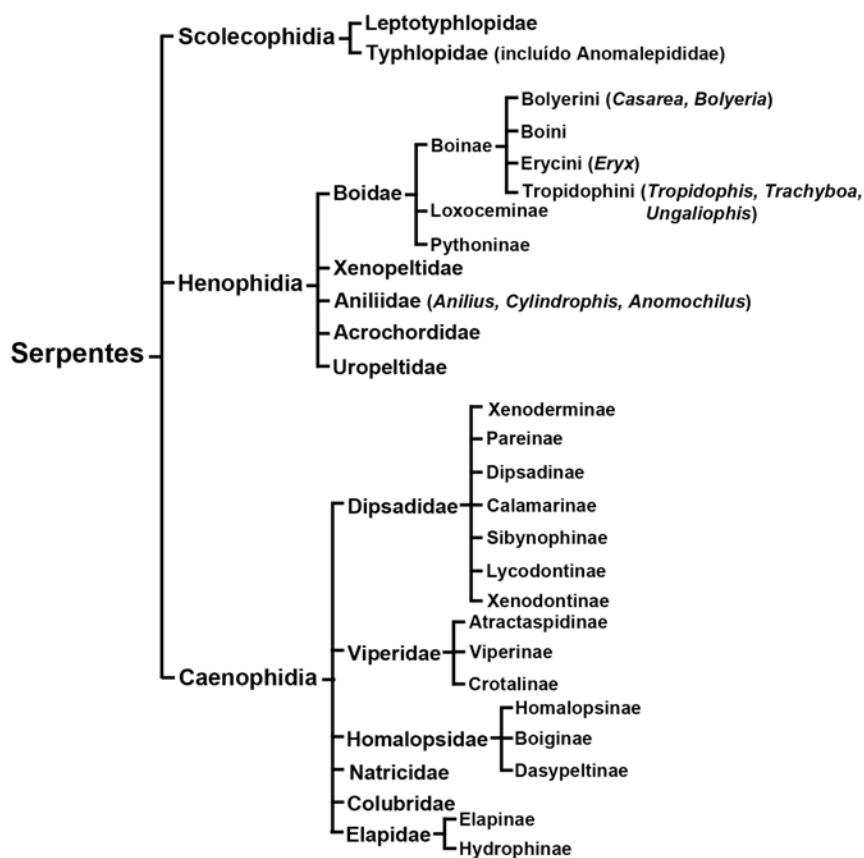
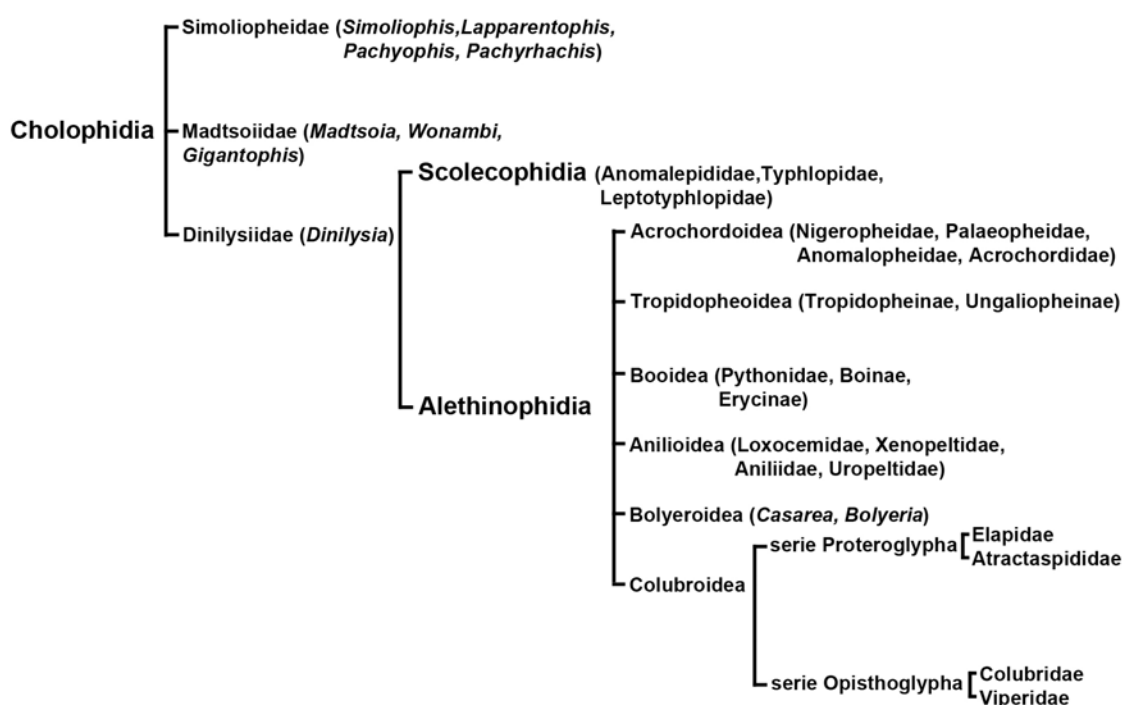


Figura 73. Clasificación de las serpientes propuesta por Underwood (1967).

### ***Etapa cladística***

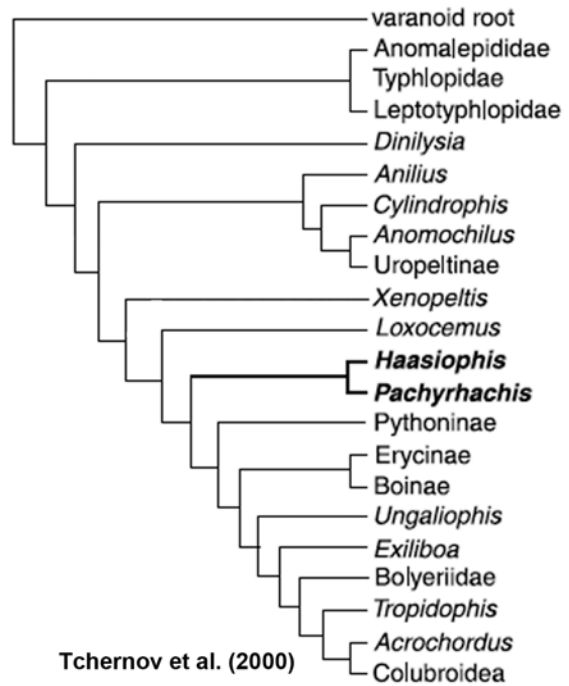
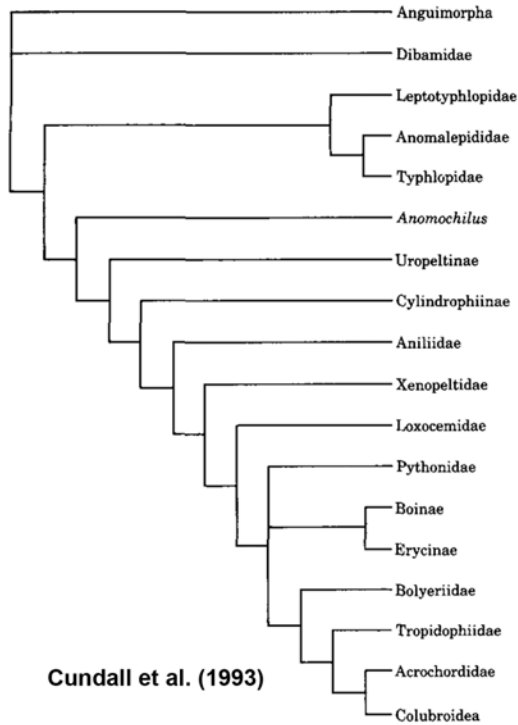
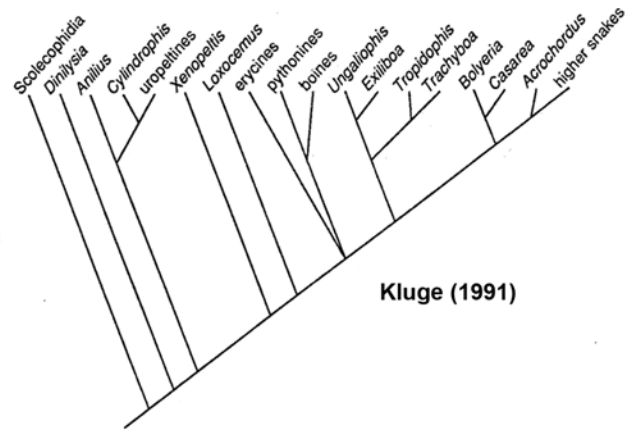
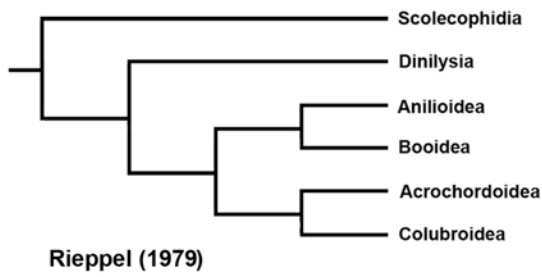
A partir del desarrollo y aceptación cada vez más generalizado de la metodología cladística, se han publicado en los últimos 20 años numerosos trabajos en los cuales se presentan hipótesis filogenéticas alternativas acerca de las relaciones de parentesco de los lepidosaurios en general y de las serpientes vivientes en particular.

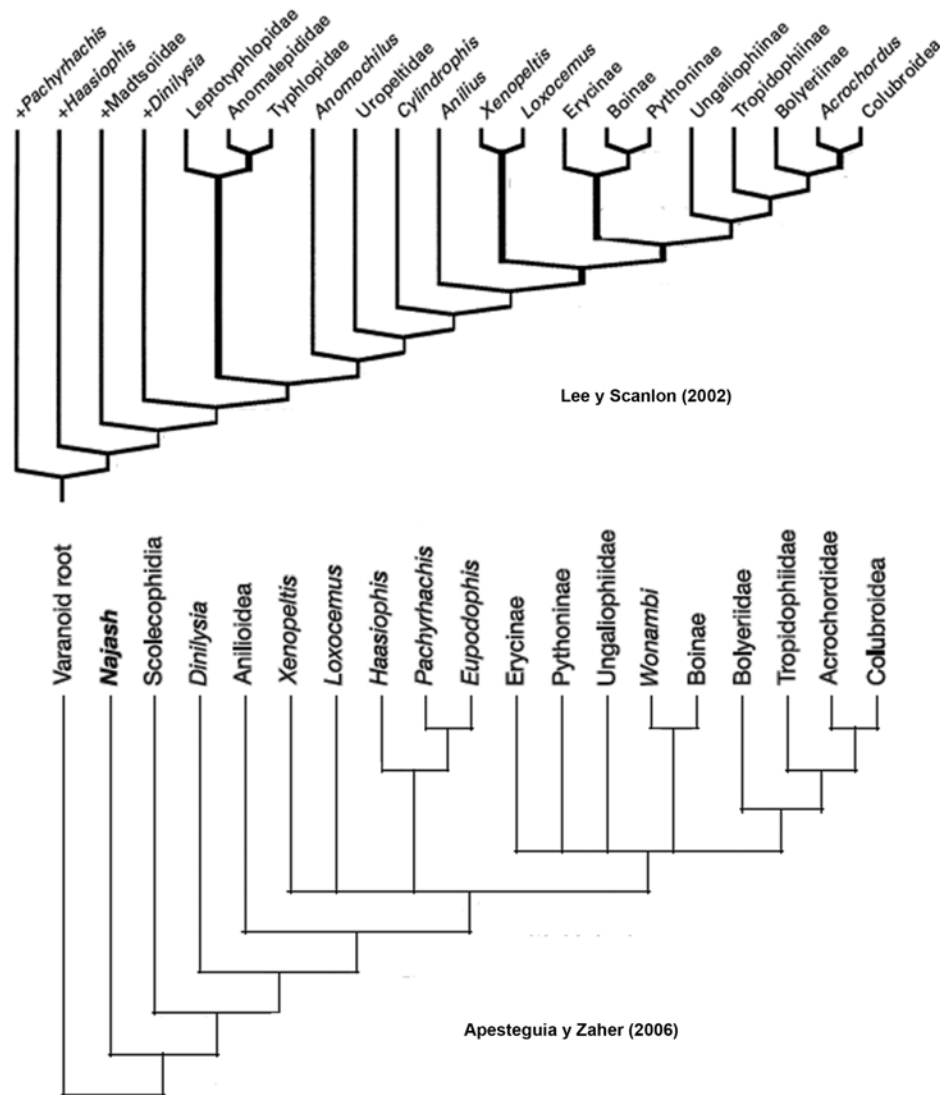
La primera hipótesis filogenética de serpientes basada en la metodología cladística y que se basó en información morfológica fue presentada por Kluge (1991) en su trabajo sobre la filogenia de los Boinae, aunque lamentablemente este autor no explicitó los caracteres utilizados ni el tipo de análisis que produjo dicha hipótesis. Luego fue publicada la hipótesis filogenética de Cundall et al. (1993), basada en caracteres morfológicos osteológicos y viscerales, la cual resultó del intento de éstos autores de tratar de posicionar filogenéticamente a la extraña serpiente Asiática *Anomochilus*.



**Figura 74. Clasificación de las serpientes propuesta por McDowell (1987).**

En la actualidad, las hipótesis propuestas acerca de las relaciones filogenéticas de las serpientes y su relación con otros escamados resultan ser sustancialmente diferentes en partes críticas de su topología (e.g. Tchernov et al., 2000; Lee y Scanlon, 2002). Paradójicamente, la información anatómica utilizada para formular estas hipótesis contrastantes es prácticamente la misma, difiriendo en el enfoque metodológico con que se han tratado a los caracteres utilizados (ver Rieppel y Kearney, 2001). Estas hipótesis basadas en





**Figura 75. Principales hipótesis filogenéticas de serpientes basadas en caracteres morfológicos publicadas hasta la fecha.**

caracteres morfológicos reflejan ciertos agrupamientos relevantes, como por ejemplo la dicotomía basal entre los Scolecophidia y Alethinophidia, la posición basal de los Anilioidea con respecto a los demás Alethinophidia, la monofilia de los Macrostromata, y la monofilia de los Caenophidia. Sin embargo, algunos grupos continúan sin encontrar un consenso, como por ejemplo los Booidea, los Macrostromata basales *Xenopeltis* y *Loxocemus*, y como caso más emblemático las especies fósiles. Tanto las serpientes marinas Cretácicas de Medio Oriente (*Pachyrhachis*, *Haasiophis*, y *Eupodophis*), *Dinilysia patagonica*, y las

serpientes terrestres Terciarias Australianas (*Wonambi* y *Yurlunggur*) poseen ubicaciones diferentes dentro de las topologías obtenidas, las cuales reflejan una posición netamente basal (Scanlon y Lee, 2000; Scanlon, 2006) o una posición intermedia (Tchernov et al., 2000; Rieppel et al., 2002; Apesteguia y Zaher, 2006) dentro del árbol de las serpientes.

En su reciente filogenia de Squamata basada en caracteres morfológicos, Conrad (2008) obtuvo interesantes resultados con respecto a la posición filogenética de las serpientes dentro de Scleroglossa (Fig. 76). Por su abundante cantidad de terminales y el análisis crítico de los caracteres empleados, la hipótesis filogenética propuesta por Conrad (2008) resulta uno de los más importantes aportes a la filogenia de las serpientes que se han publicado recientemente. Este autor incluyó un gran número de taxones actuales y fósiles, entre los que se encuentran las serpientes marinas cretácicas y *Dinilysia patagonica*. En esta exhaustiva filogenia, Serpentes se encuentra profundamente incluida dentro de Scincoidea, al igual que Dibamidae y Amphisbaenia. Así, los scincoideos ápodos Feylinidae, Acontidae, Dibamidae y Amphisbaenia representan los grupos emparentados sucesivos de las serpientes, todos ellos agrupados en un clado denominado por Conrad (2008) como Scincophidia. *Dinilysia*, junto a *Wonambi* y *Pachyophis* se encuentran incluidas dentro de Serpentes, estando posicionadas por delante de los Scolecophidia (recuperado como el clado más basal de serpientes) y como grupos hermanos sucesivos de los Alethinophidia, conformando un clado con los Alethinophidia denominando Oculatophidia. A partir de la utilización de caracteres moleculares, la sistemática ha sufrido una revolución sin precedentes, generada principalmente por la capacidad tecnológica de extracción y secuenciación de ADN. Dentro de los vertebrados, los Squamata son uno de los grupos que mayores novedades filogenéticas ha reportado gracias a la utilización de estas nuevas fuentes de información (ver Wiens,

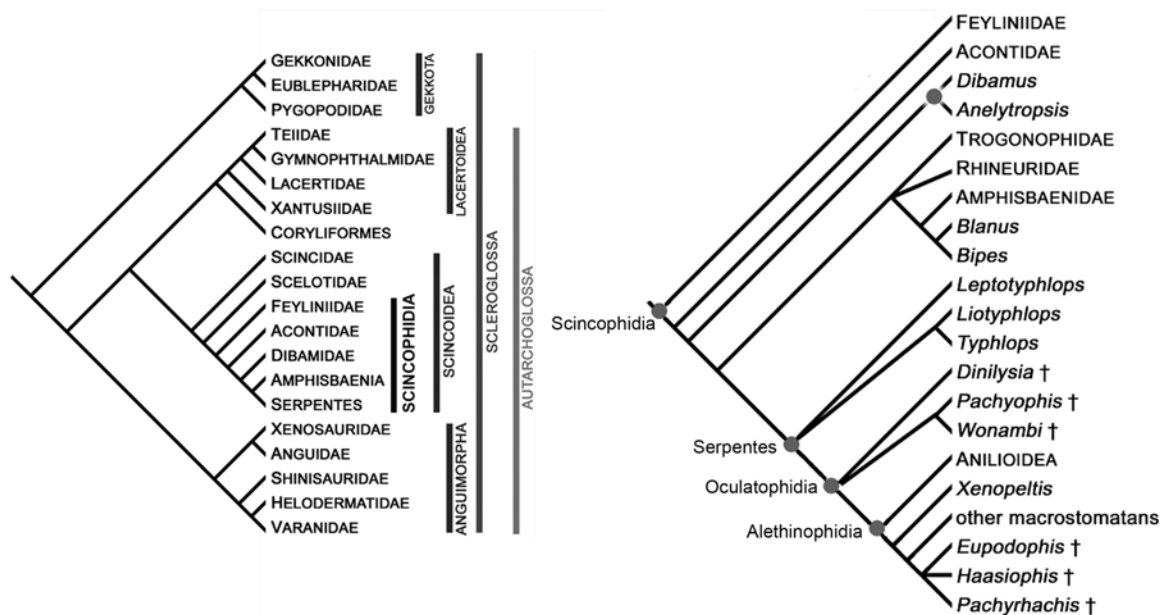


Figura 76. Cladogramas acotados (consenso de Adams) obtenidos por Conrad (2008). A la izquierda puede observarse la inclusión de Serpentes dentro de Scincoidea, mientras que a la derecha se aprecia la posición filogenética de *Dinilysia* y las serpientes marinas cretácicas.

2008). Desde los primeros estudios filogenéticos a partir de alozimas y distancia inmunológica (e.g. Cadle, 1988), hasta los actuales análisis cladísticos basados en numerosos genes procedentes de organelas y del núcleo celular (e.g. Wiens et al., 2008), han aparecido novedosas e insospechadas señales filogenéticas, las cuales previamente no fueron reconocidas por los análisis basados en morfología.

El primer análisis filogenético de serpientes basado en ADN fue el publicado por Heise y colaboradores (1995), los cuales incluyeron a serpientes avanzadas en su mayoría, además de algunos representantes de serpientes basales; este estudio se basó exclusivamente en secuencias de ADN mitocondrial (utilizando los genes 12s y 16s). Entre los resultados más sobresalientes de este estudio pionero, emergen los Scolecophidia como un taxón parafilético (*Liotyphlops* como grupo hermano de las demás serpientes, por fuera de *Typhlops* + *Leptotyphlops*), los Henophidia (pobremente representado) forman un taxón monofilético (aunque *Boa* se encuentra como grupo hermano de los Colubroidea), y *Acrochordus*, clásicamente ubicado como





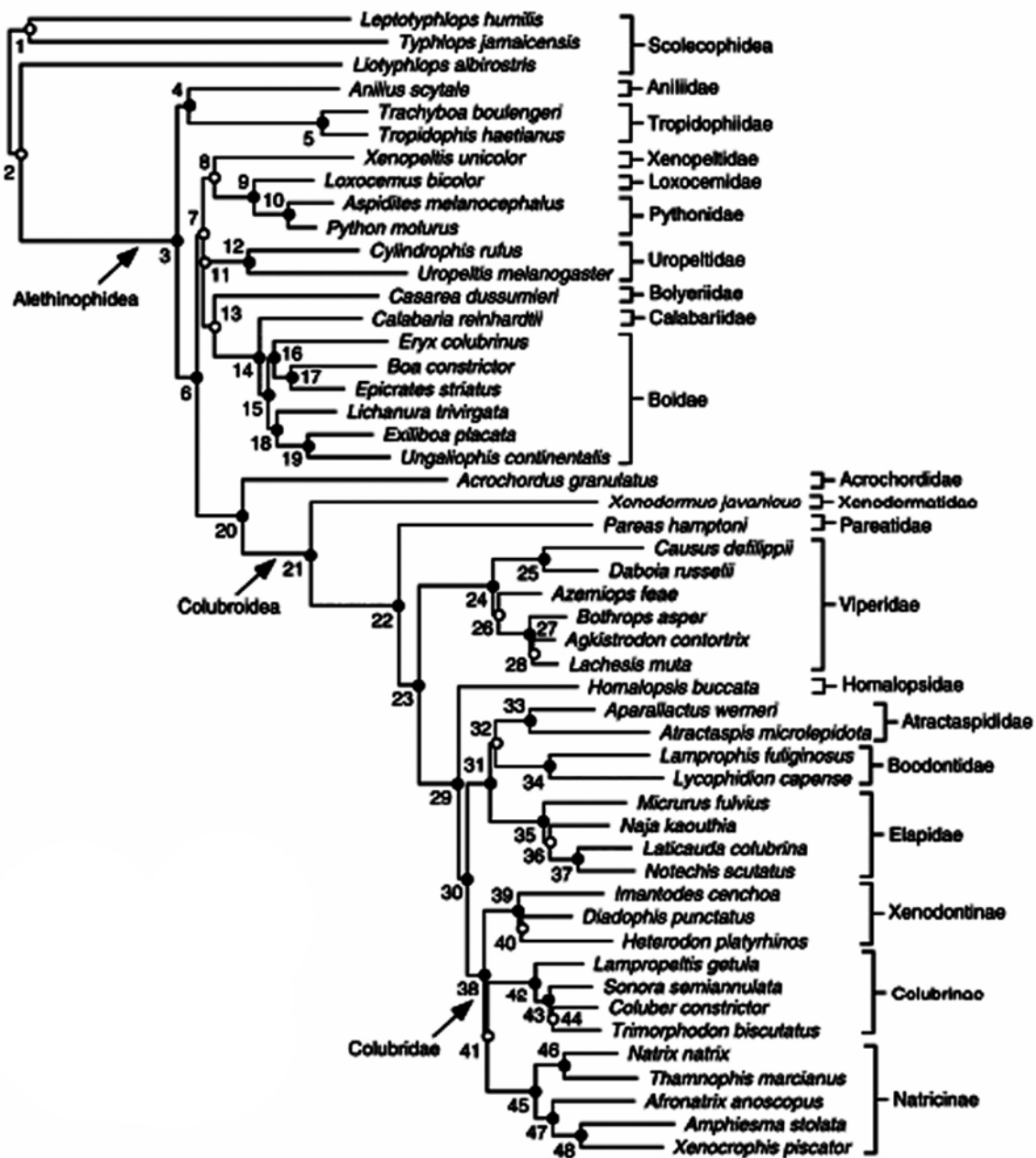


Figura 78. Árbol filogenético de serpientes basado en 20 genes nucleares y mitocondriales (Wiens et al., 2008).

grupo hermano de los Colubroidea, aparece dentro de los Henophidia. También en el mismo año, Forstner et al. (1995) publicaron una filogenia molecular en la cual incluyen serpientes, una serie de saurios y otros tetrápodos, obteniendo

como resultado más relevante la relación entre los Anguimorpha (representado por el género *Varanus*) y las serpientes.

Ya en tiempos más recientes, Slowinski y Lawson (2002) y los trabajos de Vidal y colaboradores (Vidal y Hedges, 2002, 2004; Vidal y David, 2004; Vidal et al., 2007) utilizaron un creciente número de genes mitocondriales y nucleares en sus análisis, reconociendo agrupamientos que claramente contrastan con las topologías morfológicas tradicionales. Un claro ejemplo es el clado reconocido de aletínofidios basales conformado por las serpientes Sudamericanas *Anilius scytale* y los Tropidophiidae (*Tropidophis* y *Trachyboa*), este último grupo tradicionalmente considerado como Macrostromata derivados. Adicionalmente, estos análisis basados en caracteres moleculares han reforzado las suposiciones previas que sustentaban la naturaleza polifilética de los Anilioidea, como así también de la familia Boidae. Sin embargo, el mayor aporte de los análisis moleculares a la filogenia de las serpientes ha sido el ordenamiento que han producido dentro de las serpientes más avanzadas, los Caenophidia. Con la excepción de los trabajos de Underwood (1967a,b) y McDowell (1986, 1987), las hipótesis de agrupamiento basadas en morfología no habían podido generar consensos en la macrosistemática de Caenophidia, existiendo algunos análisis morfológicos pero de pequeños grupos como Viperidae o Elapidae (e.g. Marx y Rabb, 1972; McCarthy, 1985; Werman, 1992; Gutberlet y Harvey, 2002; Scanlon y Lee, 2004). Actualmente, existen grandes consensos con respecto a importantes agrupaciones dentro de Caenophidia, las cuales han podido ser corroboradas en diferentes análisis efectuados (Vidal, 2002; Vidal y Hedges, 2002; Lawson et al., 2005; Zaher et al., 2009).

Hasta la fecha, el único análisis cladístico de serpientes basado en evidencia morfológica y molecular es el realizado por Lee et al. (2007). Este análisis de evidencia combinada utiliza los caracteres morfológicos descriptos

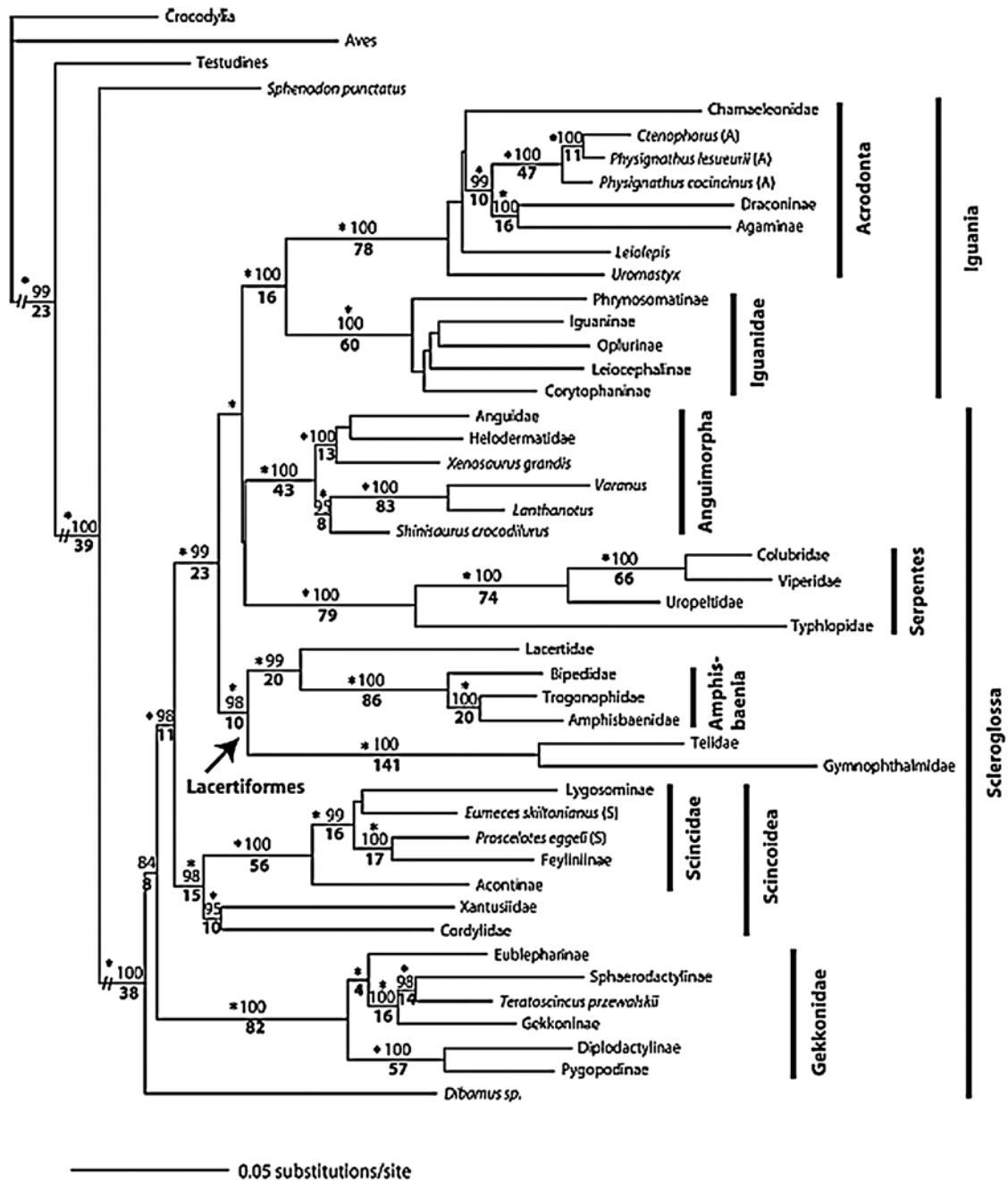
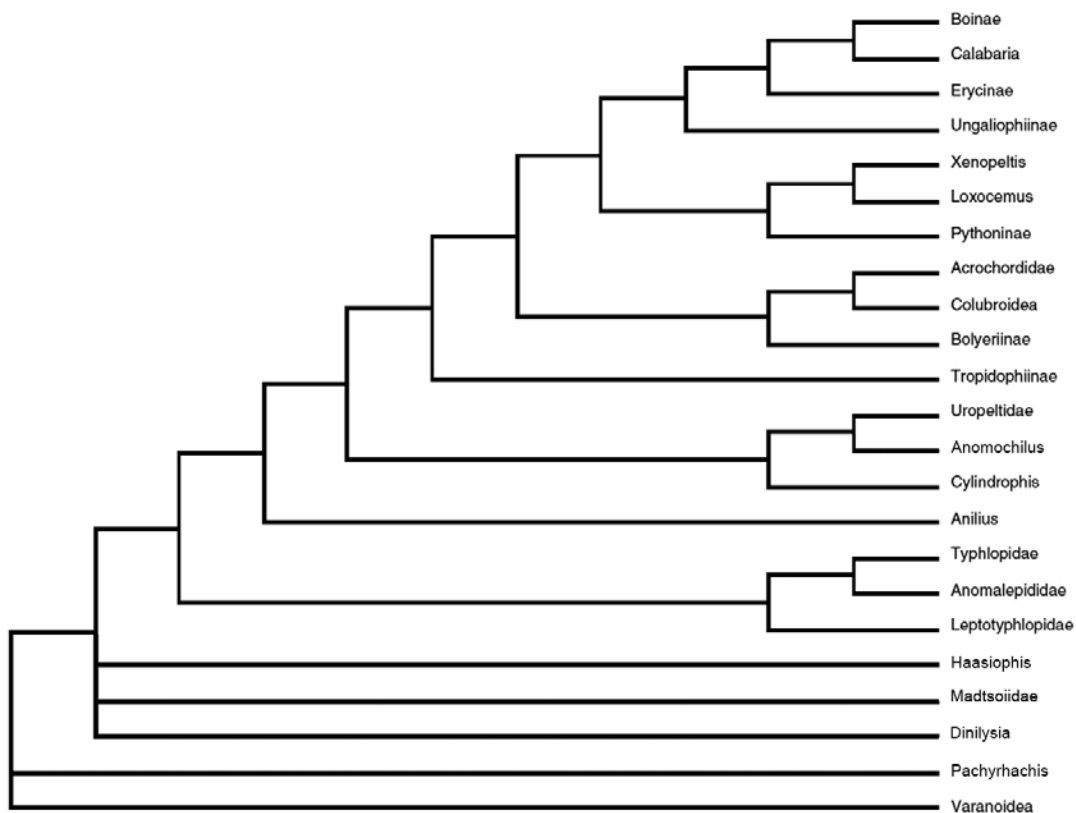


Figura 79. Cladograma obtenido a partir de máxima verosimilitud publicado por Townsend et al (2007), basado en caracteres moleculares (genes rag-1 y C-mos).

en la filogenia publicada por Lee y Scanlon (2002), sumado a las secuencias de ADN mitocondriales y nucleares utilizadas por Wilcox et al. (2002), Slowinski y Lawson (2002) y Vidal y Hedges (2004). Para esta filogenia, Lee et al. (2007) realizan distintos tipos de análisis, entre los que se encuentran análisis



**Figura 80. Cladograma de consenso estricto de dos árboles más parsimoniosos presentado por Lee et al. (2002), único análisis combinado (caracteres morfológicos y moleculares) publicado hasta la fecha.**

basados en máxima parsimonia (Fig. 80), máxima verosimilitud y análisis basados en probabilística Bayesiana. Así, se recuperaron algunas agrupaciones tradicionalmente reconocidas (Scolecophidia, Alethinophidia, Macrostomata) aunque se destaca la parafilia de los Anilioidea, como así también la polifilia de los Booidea.

En conclusión, resulta claro que la filogenia de las serpientes se encuentra en plena ebullición, producto de un cuerpo de información en constante crecimiento, ya sea a través de nuevas metodologías como así también a través de la incorporación de nuevos taxones actuales y fósiles.

## 6.2 Análisis filogenético

Para efectuar un análisis sobre cualquier escenario evolutivo se debe hacer referencia explícita a un marco filogenético (Brooks y McLennan, 1991). Por ello, resulta fundamental para la discusión de los resultados de esta tesis doctoral conocer de manera fehaciente las relaciones de parentesco de los cuatro taxones descritos en los capítulos anteriores. Para ello se considerarán las relaciones filogenéticas de las serpientes actuales y los grupos fósiles mejor conocidos, como así también sus grupos externos más inmediatos, a fin de analizar la posición filogenética de estas serpientes fósiles.

### **6.2.1 Definición de clados mayores**

**Serpentes:** Scolecophidia, Alethinophidia más todos los organismos que comparten el antecesor común más cercano con estos taxones mas que con cualquier otro grupo (Estes et al., 1988).

**Scolecophidia:** el antecesor común más reciente de Typhlopidae, Leptotyphlopidae y Anomalepididae, y todos sus descendientes.

**Alethinophidia:** El antecesor común mas reciente de Anilioidea, Macrostromata, y todos sus descendientes.

**Macrostromata:** El antecesor común más reciente de Xenopeltis, Loxocemus, Booidea, Caenophidia, y todos sus descendientes.

**Caenophidia:** El antecesor común más reciente de Acrochordidae, Colubroides, y todos sus descendientes.

**Colubroides:** El antecesor común más reciente de Xenodermatidae, Colubriiformes, y todos sus descendientes (Zaher et al., 2009).

### **6.2.2 Taxones utilizados como terminales**

Debido a que el siguiente análisis incluirá tanto caracteres morfológicos como también caracteres moleculares, serán utilizados como taxones terminales especies representativas de todas las grandes agrupaciones de serpientes actuales reconocidas hasta el momento y que fueron utilizadas en otros análisis filogenéticos previos (Tchernov et al., 2000; Lee y Scanlon, 2002;

Apesteguia y Zaher, 2006), además de todos los taxones fósiles que se encuentran actualmente en discusión. En el caso de los Colubroides, grupo que posee la mayor diversidad dentro del clado Serpentes, se utilizará la mayor cantidad de especies de los principales grupos actualmente reconocidos. Sin embargo, esta elección se ha visto limitada por la disponibilidad de ejemplares y la escasa bibliografía sobre la anatomía de Colubroides en general. Como grupos externos fueron elegidas especies de todos los grupos de escamados que actualmente han sido propuestos como posibles grupos hermanos de las serpientes (Cundall et al., 1993; Tchernov et al., 2000; Lee y Scanlon, 2002; Apesteguía y Zaher, 2006)

## GRUPO EXTERNO

### TAXONES FOSILES

- †*Mosasaurus hoffmani*

Horizonte y localidad: Maastrichtiano (Cretácico Superior), Holanda.

### TAXONES ACTUALES

- *Lanthanotus borneensis* Steindachner, 1878

Distribución geográfica: Indonesia (Borneo) y Malasia (Sarawak)

- *Amphisbaena alba* Linnaeus, 1758

Distribución geográfica: Panamá, Colombia, Venezuela, Guayana, Surinam, , Perú, Bolivia (Beni, La Paz, Santa Cruz), Brasil (Río de Janeiro, Goias), Norte de Paraguay y Ecuador.

- *Dibamus novaeguineae* Duméril & Bibron, 1839

Distribución geográfica: S de Filipinas, Indonesia (Ternate, Komodo), SE Sri Lanka, O Nueva Guinea y Malasia (Kelantan)



Figura 81. Taxones actuales utilizados como grupos externos. A, *Lanthanotus borneensis* (Varanoidea); B, *Amphisbaena alba* (Amphisbaenia); C, *Dibamus novaeguineae* (Dibamidae).

## GRUPO INTERNO

### TAXONES FOSILES

- †*Najash rionegrina*

Horizonte y localidad: Formación Candeleros (Cretácico Superior-Cenomaniano), Argentina.

- †*Dinilysia patagonica*

Horizonte y localidad: Formación Bajo de la carpa (Cretácico Superior-Santoniano) y Formación Anacleto (Cretácico Superior-Campaniano), Argentina.

- †*Wonambi naracoortensis*

Horizonte y localidad: Plio-Pleistoceno, depósitos de cuevas del O y S de Australia.

- †*Yurlunggur sp.*

Horizonte y localidad: Oligoceno-Pleistoceno, NE y Centro de Australia.

- †*Pachyrhachis problematicus*

Horizonte y localidad: Formación Bet-Meir (Cretácico Superior-Cenomaniano), Israel.

- †*Haasiophis terrasanctus*

Horizonte y localidad: Formación Amminadav o Bet-Meir (Cretácico Superior-Cenomaniano), Israel.

- †*Eupodophis descouensi*

Horizonte y localidad: Canteras de Namoura (Cretácico Superior-Cenomaniano), N de Líbano.

- †Taxón A

Horizonte y localidad: Formación Santa Lucía (Paleoceno Inferior-Medio), Centro de Bolivia.

- †Taxón B

Horizonte y localidad: Formación Santa Lucía (Paleoceno Inferior-Medio), Centro de Bolivia.

## TAXONES ACTUALES

- *Leptotyphlops humilis* (Baird y Girard, 1853)

Distribución geográfica: Estados Unidos (S California, S Nevada, S Arizona, S Nuevo México, S Texas), México (Baja California, Sonora, Chihuahua, Sinaloa, N Coahuila, N Durango).

- *Typhlops jamaicensis* (Shaw, 1802)



Distribución geográfica: Jamaica

- ***Liotyphlops albirostris*** (Peters, 1857)

Distribución geográfica: Costa Rica, Panamá, Colombia, Brasil (Espírito Santo, São Paulo, Paraná, Mato Grosso), Venezuela (Distrito Federal, Táchira, Trujillo, Miranda, Mérida), y Ecuador.



Figura 82. Representantes de Scolecophidia incluidos en el análisis. A, *Leptotyphlops humilis* (Leptotyphlopidae); B, *Typhlops jamaicensis* (Typhlopidae); C, *Liotyphlops albirostris* (Anomalepididae).

- ***Anomochilus leonardi*** Smith, 1940

Distribución: O Malasia, Borneo.

- ***Anilius scytale*** (Linnaeus, 1758)

Distribución geográfica: Amazonía brasilera (Ceará, Goiás, Mato Grosso), Venezuela, Colombia, Bolivia, Ecuador, Guayana francesa, Perú, y Bolivia.

- ***Cylindrophis ruffus*** (Laurenti, 1768)

Distribución geográfica: Indonesia (Sumatra, Riau, Banka, Borneo, Java, Sula, Buton), Sri Lanka, O Malasia, Tailandia, Laos, Vietnam, Myanmar, Camboya, y China (Hainan, Hong Kong, Fujian).

- ***Uropeltis melanogaster*** (Gray, 1858)

Distribución geográfica: Sri Lanka

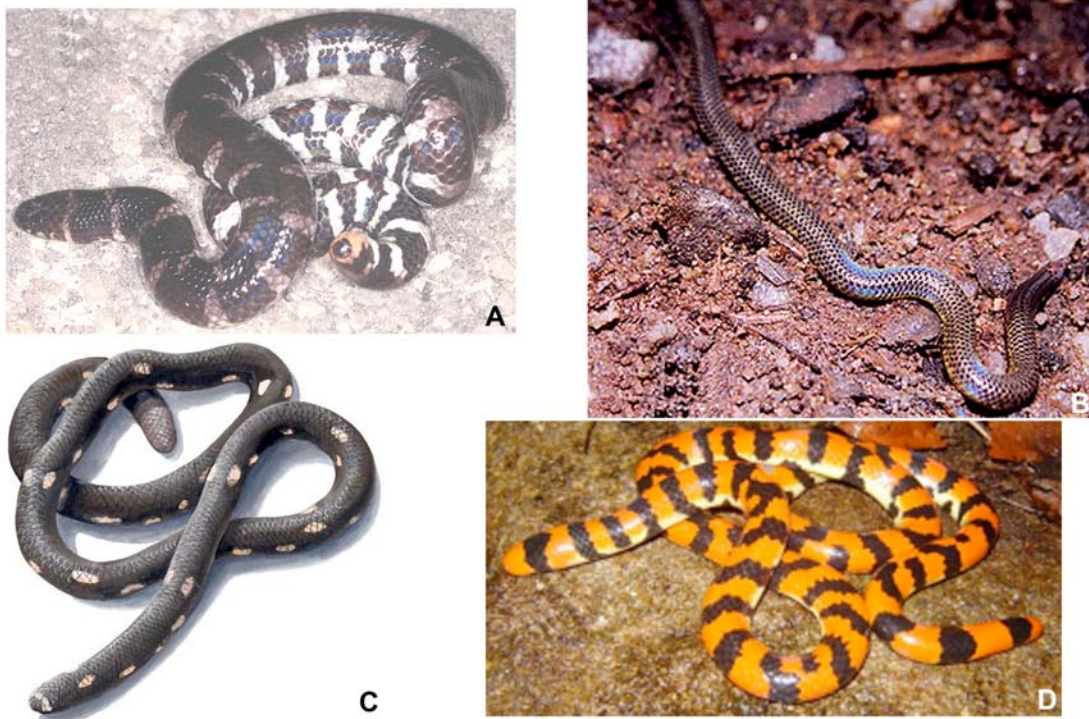


Figura 83. Representantes de Anilioidea utilizados como terminales. A, *Cylindrophis ruffus* (Cylindrophidae); B, *Uropeltis melanogaster* (Uropeltidae); C, *Anomochilus leonardi* (Anomochilidae); D, *Anilius scytale* (Aniliidae).

- ***Xenopeltis unicolor*** Boie, 1827

Distribución geográfica: Tailandia, China, O Malasia, Indonesia, Camboya; India, Myanmar, Filipinas, Singapur, y Vietnam.

- ***Loxocemus bicolor*** Cope, 1861

Distribución geográfica: SE México, Guatemala, Honduras, El Salvador, Nicaragua, y Costa Rica

- ***Python molurus*** (Linnaeus, 1758)



Distribución geográfica: S China, Pakistán, Nepal, Indonesia, Bangladesh, Camboya, India, Laos, Malasia, Myanmar, Filipinas, Singapur, Tailandia, y Vietnam.

- ***Boa constrictor*** Linnaeus, 1758

Distribución geográfica: América central y América del Sur



Figura 84. Representantes de Macrostromata basales. A, *Xenopeltis unicolor*; B, *Loxocemus bicolor*; *Python reticulatus*; *Boa constrictor*.

- ***Eryx miliaris*** (Pallas, 1773)

Distribución geográfica: S Rusia (Cáucaso) hasta Kazakhstan, N Irán, Afganistán, Turkmenistan, Uzbekistan, China, y Mongolia.

- ***Lichanura trivirgata*** Cope, 1861

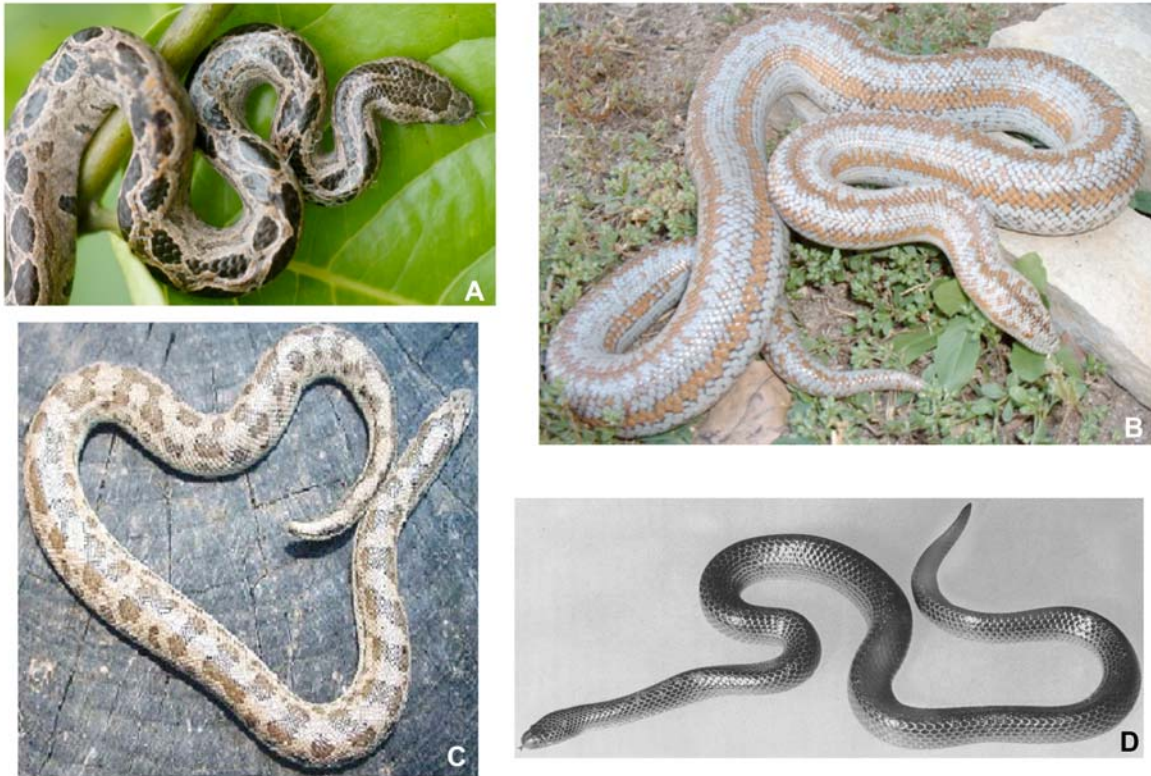
Distribución geográfica: Estados Unidos (S California, SO Arizona), y México (Baja California, O Sonora).

- ***Ungaliophis continentalis*** Müller, 1880

Distribución geográfica: México (Chiapas), Guatemala, Honduras, Nicaragua, y Costa Rica.

- ***Exiliboa placata*** Bogert, 1968

Distribución geográfica: México (Oaxaca)



**Figura 85.** Representantes de Booidea incluidos en el análisis filogenético. A, *Ungaliophis continentalis*; B, *Lichanura trivirgata*; C, *Eryx miliaris*; D, *Exiliboa placata*.

- ***Casarea dussumieri*** (Schlegel, 1837)

Distribución geográfica: Isla Redonda (Océano Indico)

- ***Tropidophis haetianus*** Cope, 1879



Distribución geográfica: Cuba, Jamaica.

- *Trachyboa boulengeri* Peracca, 1910

Distribución geográfica: Panamá, Ecuador y Colombia



Figura 86. Serpientes Macrostromata derivadas incluidas en el análisis filogenético. A, *Trachyboa boulengeri*; B, *Tropidophis haetianus*; C, *Casarea dussumieri*; D, *Acrochordus granulatus*.

- *Acrochordus granulatus* Schneider, 1799

Distribución geográfica: China (Hainan), Nueva Guinea, Islas Salomón, Australia (costas del North Territory, Queensland, West Australia), Indonesia, Bangladesh, Camboya, India, Malasia, Myanmar, Filipinas, Singapur, Sri Lanka, Tailandia, y Vietnam.

- *Xenodermus javanicus* Reinhardt, 1836

Distribución geográfica: Myanmar, Tailandia, O Malasia, e Indonesia (Sumatra, Java, Borneo).

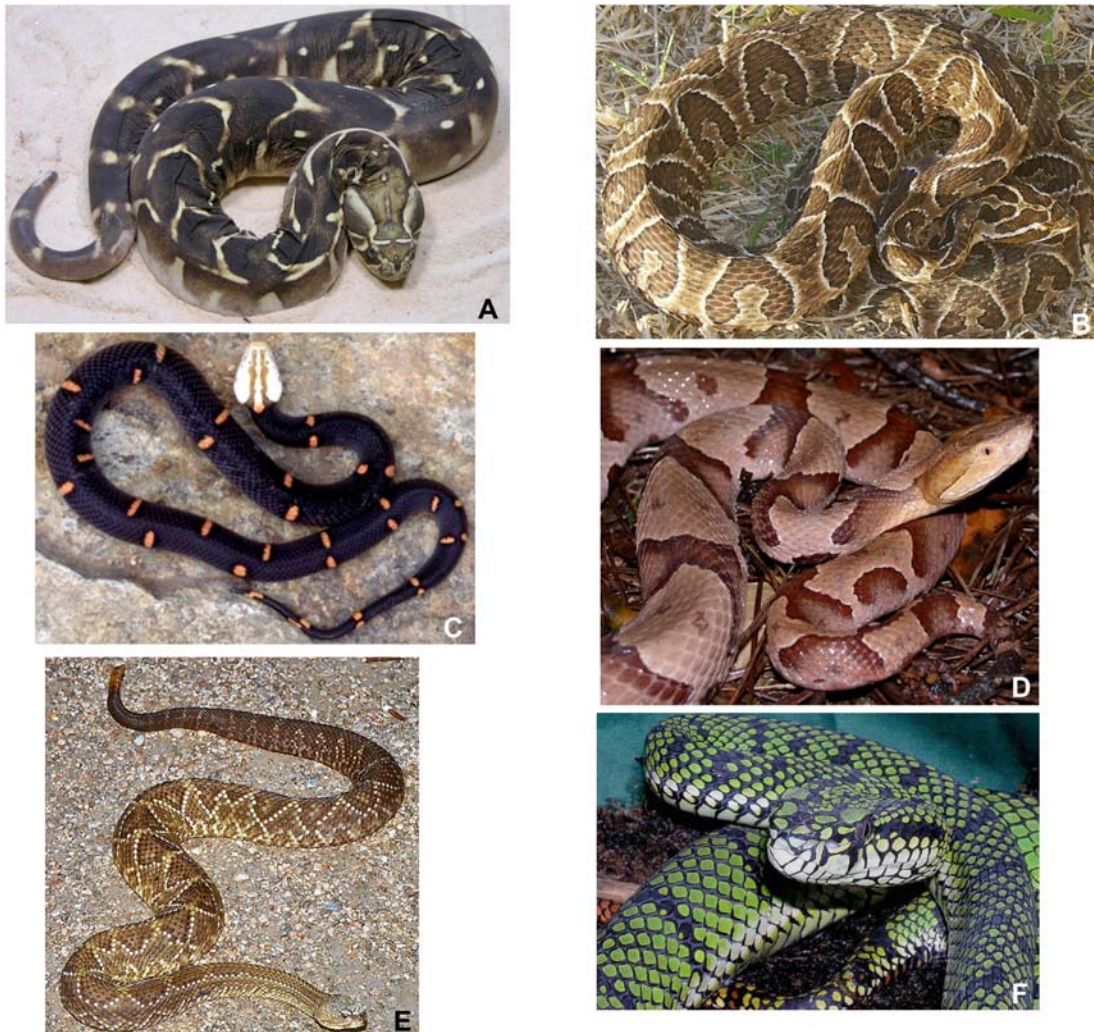


Figura 87. Especies de la familia Viperidae incluídas en el análisis filogenético. A, *Bitis arietans*; B, *Bohtrops alternatus*; C, *Azemiops feae*; D, *Agkistrodon contortrix*; E, *Crotalus durissus*; F, *Parias sumatranus*.

- *Bitis arietans* Merrem, 1820

Distribución geográfica: Sudáfrica, Namibia, Botswana, Zimbabwe, Mozambique, Malawi, Zambia, Angola, Tanzania, Burundi, Rwanda, Uganda, Kenya, Congo, Gabon, Burkina Faso, Camerún, Nigeria, Benin, Togo, Ghana, Liberia, Sierra Leona, Eritrea, Etiopía, Somalia, Guinea-Bissau, Gambia, Senegal, Mauritania, Mali, Argelia, Marruecos, SO Arabia Saudita, y Omán.

- *Parias sumatranus* (Raffles, 1822)

Distribución geográfica: Indonesia (Borneo, Nias, Mentawi, Sumatra, Bangka, Billiton), O Malasia, S Tailandia, y Singapur.

- ***Agkistrodon contortrix*** (Linnaeus, 1766)

Distribución geográfica: Estados Unidos, México (NE Chihuahua, N Coahuila)

- ***Crotalus durissus*** Linnaeus, 1758

Distribución geográfica: México, Belize, Guatemala, Honduras, El Salvador, Nicaragua, Costa Rica, Brasil, Venezuela, Guyana, Surinam, N Argentina, Paraguay, Bolivia, Uruguay, y Colombia.

- ***Bothrops alternatus*** Duméril, Bibron & Duméril 1854

Distribución geográfica: NE/C Argentina, Uruguay, Paraguay, Brasil (Río Grande do Sul, Santa Catarina, Paraná, São Paulo, Minas Gerais, Goiás, Mato Grosso do Sul)

- ***Azemiops feae*** Boulenger, 1888

Distribución geográfica: N Myanmar, N Vietnam S/C China, y SE Tíbet.

- ***Atractaspis irregularis*** (Reinhardt, 1843)

Distribución geográfica: Guinea, Liberia, Costa de marfil, Ghana, Togo, Benin, Nigeria, Ecuatorial Guinea, Gabón, Congo, N Angola, Etiopía, Eritrea, Kenya, NE Tanzania, Uganda, Rwanda, S Sudán, República Centro Africana, Camerún, y Gambia.





**Figura 88. Colubroides basales incluidos en el análisis filogenético. A, *Xenodermus javanicus*; B, *Atractaspis irregularis*.**

- ***Bungarus fasciatus*** (Schneider, 1801)

Distribución geográfica: Bangladesh, Brunei, Myanmar, Camboya, S China, NE India, Nepal, Indonesia (Sumatra, Java, Borneo), Laos, Macao, Malasia, Singapur, Tailandia, y Vietnam.

- ***Dendroaspis polylepis*** Günther, 1864

Distribución geográfica: Angola, Botswana, Burkina Faso, República Centroafricana, Eritrea, Senegal, Guinea, Mali, Camerún, Etiopía, Costa de Marfil, Kenya, Malawi, Mozambique, Namibia, República Centro Africana, Somalia, Tanzania, Uganda, Congo, Zambia, y Zimbabwe.

- ***Naja nivea*** (Linnaeus, 1758)

Distribución geográfica: C/S Namibia, SO Botswana, y O Sudáfrica.

- ***Micrurus fulvius*** (Linnaeus, 1766)

Distribución geográfica: S Estados Unidos.





Figura 89. Especies de la familia Elapidae incluidos en el análisis filogenético. A, *Dendroaspis polylepis*; B, *Bungarus fasciatus*; C, *Naja nivea*; D, *Micrurus fulvius*.

- ***Lycophidion capense*** (Smith, 1831)

Distribución geográfica: Namibia, Botswana, Sudáfrica (Transvaal, Natal, Cabo), Angola, Zimbabwe, Mozambique, Tanzania, Kenya, Burundi, Rwanda, Uganda, O Etiopía, Eritrea, Somalia, Sudan, S Egipto, Zambia, Sudan, N/E/S Congo, Malawi, República Centro Africana, y Camerún.

- ***Macrelaps microlepidotus*** (Günther, 1860)

Distribución geográfica: Sudáfrica (Natal, Cabo)

- ***Mehelya capensis*** (Smith, 1847)

Distribución geográfica: Zimbabwe, S Mozambique, NE Namibia, N/SO Botswana, NE Sudáfrica, Camerún, Somalia, Malawi, Tanzania, Angola, Kenya, S Sudan, Uganda, Congo, Gabón, República Centro Africana, Eritrea, y Etiopía.



Figura 90. Colubroides africanos incluidos en el análisis filogenético. A, *Mehelya capensis*; B, *Macrelaps microlepidotus*; C, *Lycophidion capense*.

- *Nerodia rhombifer* (Hallowell, 1852)

Distribución geográfica: USA (Texas, Oklahoma, Kansas, Louisiana, Arkansas, Missouri, Illinois, SO Indiana, W Tennessee, Misisipi, Alabama), México (NE Coahuila, Nuevo León, Tamaulipas, Veracruz).

- *Natrix natrix* (Linnaeus, 1758)

Distribución geográfica: Europa, Turquía, N Irán, Siria, NO China (Xinjiang), Marruecos, Argelia, Túnez, Rusia, Georgia, Azerbaiyán, Kazakhstan, Turkmenistan, y NO Mongolia.

- *Diadophis punctatus* (Linnaeus, 1766)

Distribución geográfica: SE Canadá, Estados Unidos, y N México.

- *Lampropeltis getula* (Linnaeus, 1766)

Distribución geográfica: Estados Unidos y México.

- *Philodryas baroni* Berg, 1895



Distribución geográfica: C/N Argentina, Paraguay, y Bolivia.

- ***Leptodeira annulata*** (Linnaeus, 1758)

Distribución geográfica: México, América Central, Guayana Francesa, Colombia, Venezuela, Brasil (Paraná, Amapá, Amazonas, Pará, Rondonia, Roraima), Bolivia, Paraguay, N Perú, N Argentina, y Ecuador.



**Figura 91.** Representantes de Colubroidea incluidos en el análisis filogenético. A, *Natrix natrix*; B, *Nerodia rhombifer*; C, *Lampropeltis getula*; D, *Diadophis punctatus*; E, *Philodryas baroni*; F, *Leptodeira annulata*.

### 6.2.3 Caracteres utilizados

### ***Caracteres morfológicos***

En su análisis acerca de la calidad de la información a la hora de realizar un análisis filogenético, Rieppel y Kearney (2002) sostienen que ésta no depende de una cuestión cuantitativa (número de caracteres a utilizar) o del tipo de carácter a utilizar sino de un profundo análisis de los mismos. De esta manera, a continuación se procederá a analizar los caracteres conflictivos y delimitar claramente los estados de cada uno, para así tratar de evitar confusiones en la codificación de los distintos estados de los caracteres.

Como base del listado de caracteres osteológicos a ser utilizados en el presente análisis filogenético, se han tomado a los estudios cladísticos más abarcativos sobre serpientes, comenzando por el trabajo de Cundall et al. (1993). Sin embargo, se debe destacar que otros trabajos anatómico/sistemáticos menos abarcativos (e.g. Groombridge [1979] acerca del vomer en Caenophidia) han sido igualmente consultados a pesar de que los mismos no enumeren discretamente los caracteres o sus estados. Estos caracteres obtenidos de la literatura son citados entre corchetes al final de cada definición del carácter, haciéndose referencia en cada caso de los caracteres que resultan iguales en las diferentes filogenias consultadas. En los casos que se consideró necesario, se han redefinido caracteres, como así también se han realizado comentarios sobre los mismos, principalmente sobre los caracteres que poseen un tratamiento confuso en los trabajos donde se los ha publicado. Los caracteres nuevos incorporados también han sido definidos y comentados, pudiéndose identificar éstos por la falta referencias entre corchetes al final de cada definición.

Los estados de los caracteres fueron identificados utilizando la metodología clásica (tests de homologías primarias) siguiendo a los siguientes autores: Patterson (1982), de Pinna (1991), Rieppel y Kearney (2002).

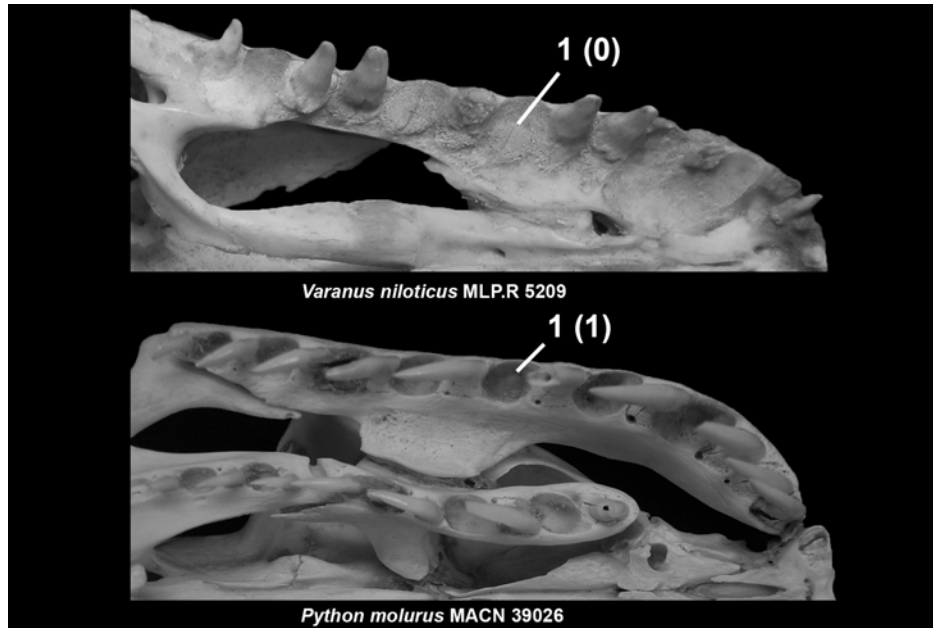
### **CARACTERES DENTARIOS**

## **1. Implantación dentaria en las hileras marginales (i.e maxilar y mandibular) de tipo pleurodonte (0), o de tipo "Alethinophidia" (1).**

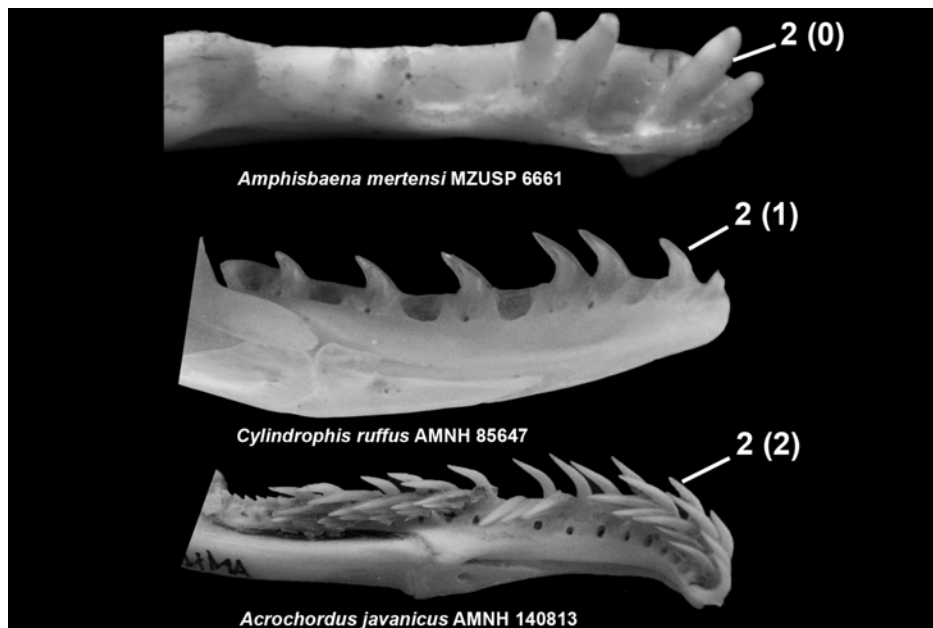
[Rieppel et al., 2002: C1-Apesteguía y Zaher, 2006: C1]

Este carácter se basa en el análisis macroscópico de los distintos tipos de implantación dentaria en Squamata efectuado por Zaher y Rieppel (2002). Según Budney et al. (2006) la implantación dentaria en Squamata debe analizarse desde un punto de vista histológico. Considero que, aunque este punto de vista sin lugar a dudas refuerza cualquier tipo de observación macroscópica, es posible observar caracteres informativos sobre la implantación dentaria sólo con la observación macroscópica.

El estado plesiomórfico se refiere a la condición observada en la mayoría de los Squamata, en los cuales los dientes marginales se disponen sobre la placa basal y son cubiertos labialmente por la pleura (i.e. borde labial del maxilar/dentario) y en estados ontogenéticos avanzados la cresta interdental delimita parcialmente el borde anterior y posterior de la base dentaria. El estado apomórfico se refiere a la condición presente en serpientes aletínofidas, en las cuales existe un sobrecrecimiento medial y lingual de la cresta interdental (cresta alveolar de Budney et al., 2006) delimitando una cuenca (formando un análogo al alveolo tecodonte), aunque incompleta lingualmente ya que existe un pequeño foramen alveolar en el sector lingual. De esta manera, la implantación dentaria se realiza en una superficie cóncava que suele estar más expandida transversalmente que anteroposteriormente.



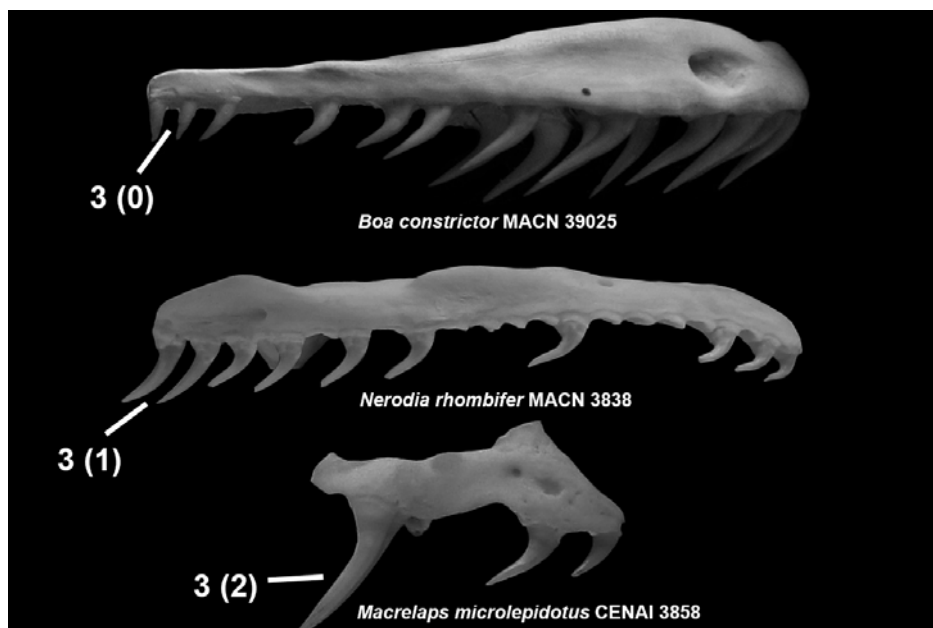
2. Dientes maxilares y mandibulares relativamente cortos, cónicos y dirigidos verticalmente (0), o robustos y recurvados (1), o elongados, aguzados, distintivamente recurvados (2). [Rieppel et al., 2002: C4-Apesteguía y Zaher, 2006: C3]



3. Los últimos dos dientes posteriores del maxilar poseen el mismo tamaño o ligeramente menor que los anteriores y se encuentran continuos al resto de la serie dentaria (0), o poseen un tamaño mayor

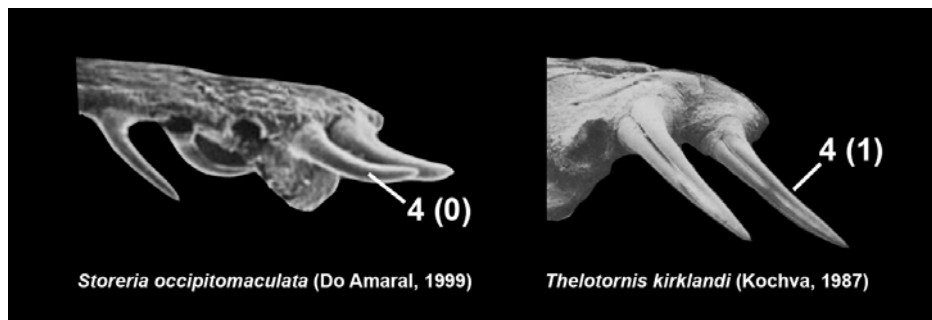
que los dientes anteriores aunque no se encuentran separados de los anteriores por un diastema (1), o poseen un tamaño marcadamente mayor y se encuentran separados del resto de la hilera dentaria por un diastema bien marcado (2).

Desde los albores de la sistemática de serpientes se ha reconocido las notorias diferenciaciones que poseen los colubridos en la dentición maxilar con respecto al resto de los ofidios no-colubroideos. El estado plesiomórfico se refiere a la condición presente en la mayoría de las serpientes (excepto Colubroidea), donde los dientes maxilares poseen un tamaño subigual a lo largo de la hilera dentaria maxilar. En algunos boidos (e.g. *Corallus*, *Candoia*) existen diferenciaciones de tamaño entre piezas dentarias, pero estas ocurren en los dientes anteriores, y en ningún caso estos dientes de mayor tamaño se encuentran separados del resto de la hilera dentaria. El estado apomórfico (1) se encuentra presente en algunos colubroideos (homalopsinos, natricinos) donde se observa una diferenciación en longitud de los dos últimos dientes maxilares, aunque éstos se encuentran a continuación del resto de la hilera dentaria. El estado apomórfico (2) se refiere a la presencia de un espacio edéntulo entre la hilera dentaria conformada por dientes subiguales y los dos dientes posteriores de mayor tamaño.



**4. Los últimos dos dientes posteriores del maxilar poseen una sección circular (0), o presentan un surco longitudinal bien marcado en la cara labial anterior (1).**

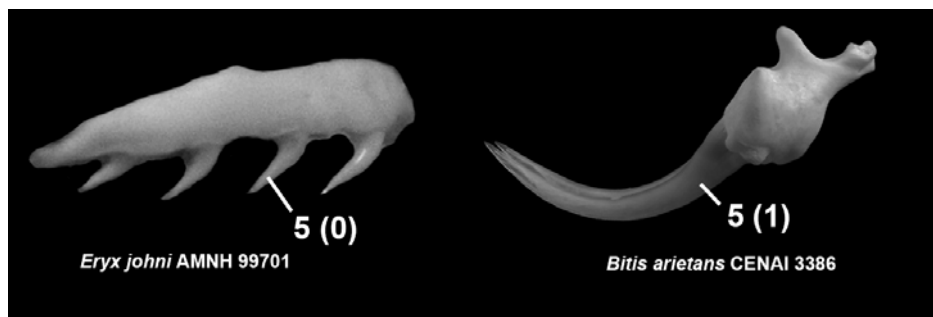
En ofidios no-colubroideos y en numerosos colubridos, los dientes no poseen ningún tipo de surco, pudiendo existir sólo algún tipo de estriación en el esmalte (ver Kearney y Rieppel, 2006). En muchos colubroideos, los dos últimos dientes del maxilar poseen un surco bien marcado que corre a lo largo de casi toda la longitud de los mismos, y que se encuentra usualmente en la región labial anterior. En algunos colúbridos (e.g. *Lycodon*) este surco puede cerrarse parcialmente formando una especie de conducto, aunque esta condición es rara en este grupo de serpientes.



**5. El maxilar posee una hilera dentaria formada por más de dos dientes (0), o el maxilar posee un solo diente de gran tamaño (1).**

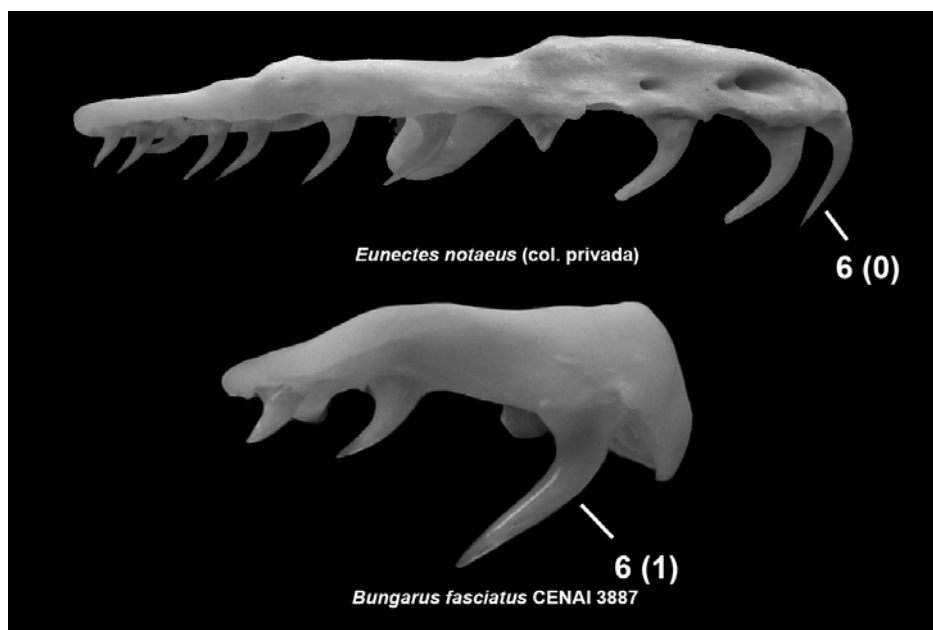
En la mayoría de los ofidios, el maxilar posee un gran número de dientes (+ de 7), observándose una reducción notoria en las serpientes venenosas (elápidos, vipéridos, *Atractaspis*). La reducción máxima observada es de un diente, el cual representa al diente inoculador de veneno, presente en todos los Viperidae, *Atractaspis*, y *Homoroselaps*.





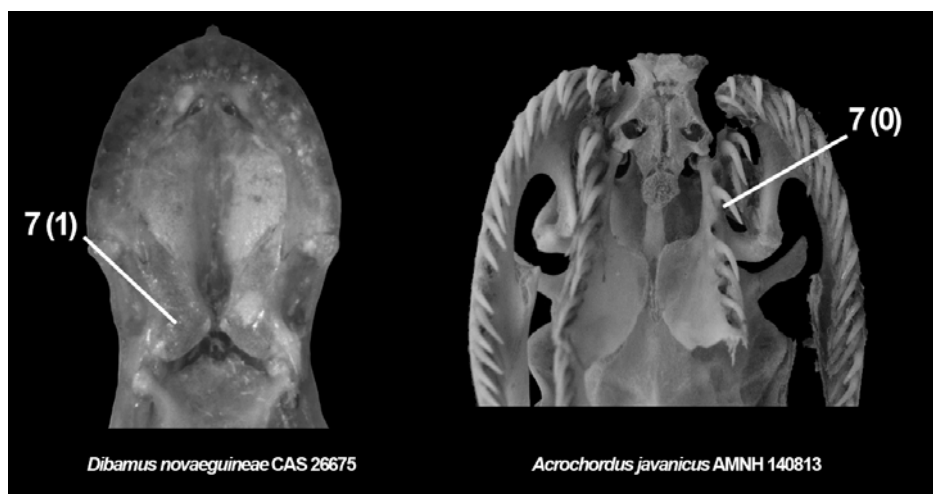
**6. En especies que presentan maxilares con más de un diente, el diente anterior no posee ninguna diferenciación (tamaño, forma) con respecto al resto (0), o presenta un tamaño marcadamente mayor y con un conducto interno (1).**

Este carácter se basa primariamente en el carácter 4 de McCarthy (1985). En la mayoría de las serpientes el diente maxilar más anterior presenta una morfología similar al resto de los dientes que conforman la hilera dentaria maxilar. En algunos boidos se puede apreciar una diferenciación en tamaño (*Corallus*, *Candoia*) aunque suelen ser más de unos los dientes que modifican su tamaño. Algo similar ocurre en algunos colubroideos (e.g. *Lamprophis*, *Lycophidion*), aunque nunca se modifica el diente más anterior sino algunos dientes del sector anterior. En elápidos el diente maxilar más anterior se encuentra altamente modificado, siendo éste de mayor tamaño y con un conducto interno para la inoculación de veneno. Debe notarse que dentro de los elápidos existen algunas especies (e.g. *Ogmodon*, *Toxicocalamus*, etc.) en las cuales el diente anterior posee un tamaño similar a los inmediatamente posteriores, y también posee un conducto para la inoculación de veneno (ver Bogert, 1943; Bogert y Matalas, 1945).



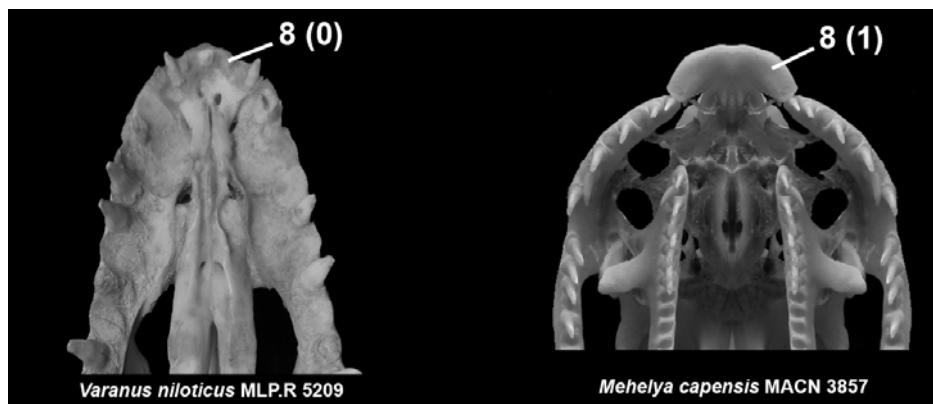
**7. Dientes palatinos muy pequeños o ausentes (0), o presentes y con un tamaño similar a los dientes maxilares (1).**

Este carácter se basa en el exhaustivo estudio sobre la dentición palatal en Squamata realizado por Mahler y Kearney (2006). Por lo general, los lagartos carecen de dientes en el palatino, exceptuando algunos anguimorfos (*Ophisaurus*, *Lanthanotus*) en los cuales existen muy pocos dientes de reducido tamaño y restringidos al sector más posterior del palatino. Esta condición contrasta con la presente en serpientes aletínofidias (condición más marcada en Macrostromata), en las cuales el palatino posee numerosos dientes de tamaño similar a los presentes en el maxilar.



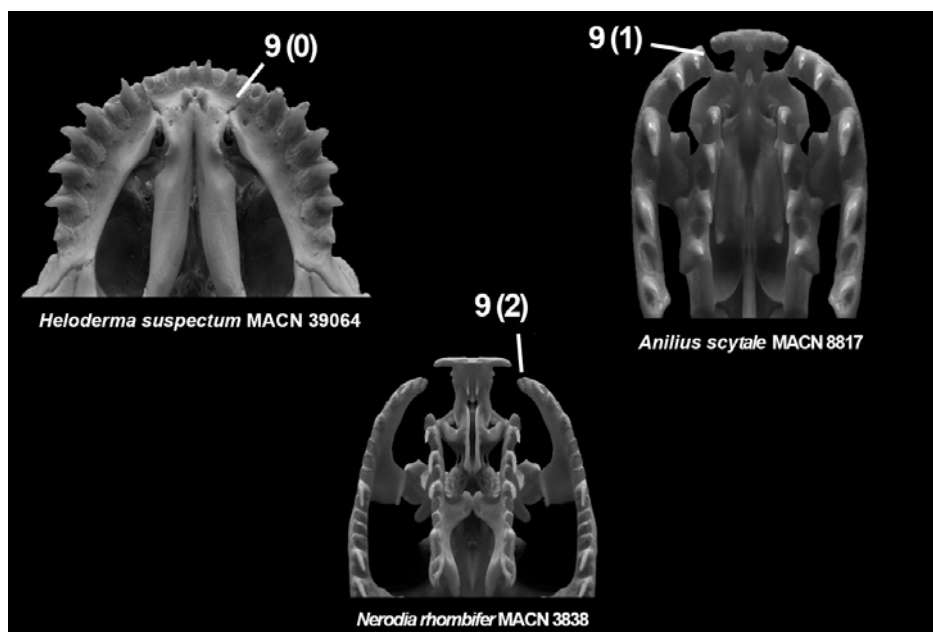
## CARACTERES OSTEOLÓGICOS CRANEANOS

**8. Premaxilar con (0) o sin (1) dientes.** [Tchernov et al., 2000: C1- Lee y Scanlon, 2002: C173-Apesteguía y Zaher, 2006: C4]



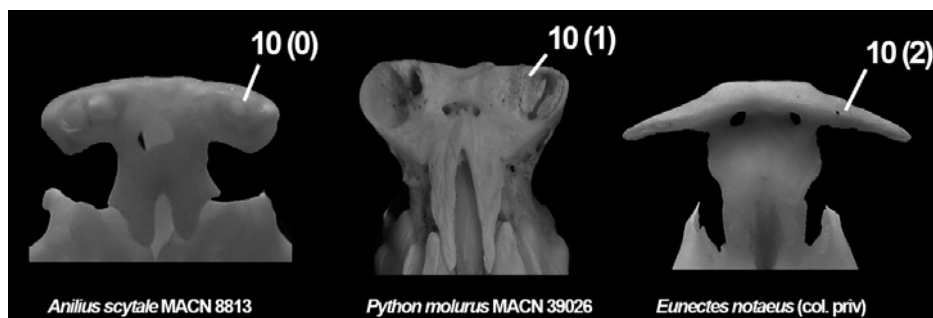
**9. El extremo lateral (proceso lateral) del premaxilar posee un extenso contacto, usualmente recto, con el extremo anterior del maxilar (0), o posee un contacto extenso pero mediante un corto ligamentos (1), o el extremo lateral del premaxilar se encuentra separado del extremo anterior del maxilar mediante un importante espacio y ambos se encuentran conectados mediante un ligamento extenso (2).** [Cundall et al., 1993: C28-Lee y Scanlon, 2002: C12]

El estado plesiomórfico se refiere a la condición presente en la mayoría de los lagartos, en los cuales el extremo lateral del premaxilar se encuentra en íntimo contacto con el extremo anterior del maxilar, el cual usualmente posee una conformación recta a levemente cóncava. El estado apomórfico (1) se encuentra distribuido entre los anilioideos (excepto *Cylindrophis*), en los cuales el extremo anterior del maxilar es recto a levemente cóncavo, aunque lo separa un pequeño espacio del extremo lateral del premaxilar, espacio ocupado por un ligamento corto. Ya en serpientes derivadas, el extremo anterior del maxilar se encuentra redondeado, separando al maxilar del premaxilar un espacio mayor, ocupado por un ligamento más elongado y elástico (estado apomórfico 2).



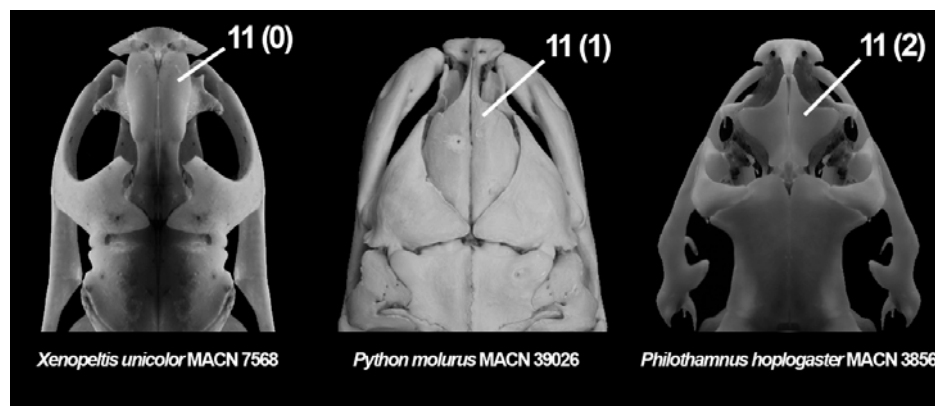
**10. Proceso transversal del premaxilar corto y robusto, curvado hacia atrás (0), o corto y robusto, apenas sobresaliendo del cuerpo principal del premaxilar (1), o grácil y elongado, extendido lateralmente de manera recta (2).** [Tchernov et al., 2000: C2- Lee y Scanlon, 2002: C11- Apesteguía y Zaher, 2006: C6]

Este carácter ha ido modificado levemente, agregando un estado más, el cual se encuentra presente en algunos aletínofidios (e.g. Pythoninae), en los cuales el proceso lateral del premaxilar apenas sobresale del cuerpo del premaxilar, presentando una conformación robusta y de muy corta longitud. De esta manera, la existencia de una curvatura posterior o un desarrollo recto perpendicular no puede ser observado, considerándose así como otro estado del carácter.



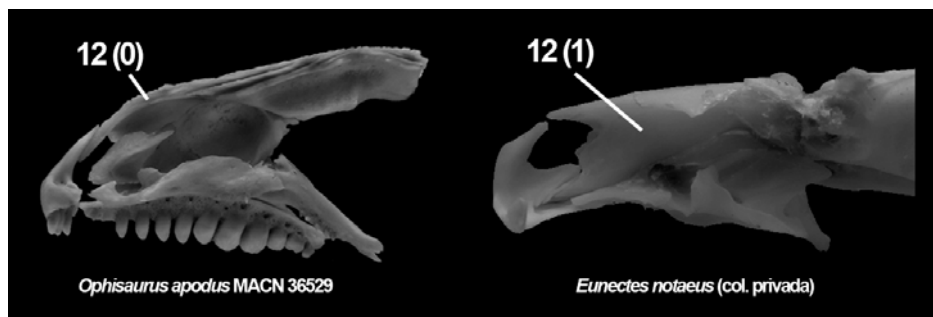
**11. Lámina dorsal (horizontal) del nasal elongada y relativamente ancha anteriormente, dejando un espacio estrecho entre su margen lateral y el proceso vertical lateral del septomaxilar (0), o la lámina dorsal del nasal elongada pero disminuyendo notablemente su ancho en la región anterior, dejando un espacio amplio entre el margen lateral y el proceso vertical lateral del septomaxilar (1), o la lámina dorsal (horizontal) es corta, aproximadamente con el mismo largo que ancho (2).** [Tchernov et al., 2000: C4- Lee y Scanlon, 2002: C25-Apesteguía y Zaher, 2006: C7]

Carácter modificado mediante la incorporación de un nuevo estado, el cual se encuentra distribuido entre los colubroideos, los cuales exhiben usualmente un nasal corto dorsalmente, disminuyendo el ancho de la lámina dorsal (horizontal) tanto anteriormente como también posteriormente.



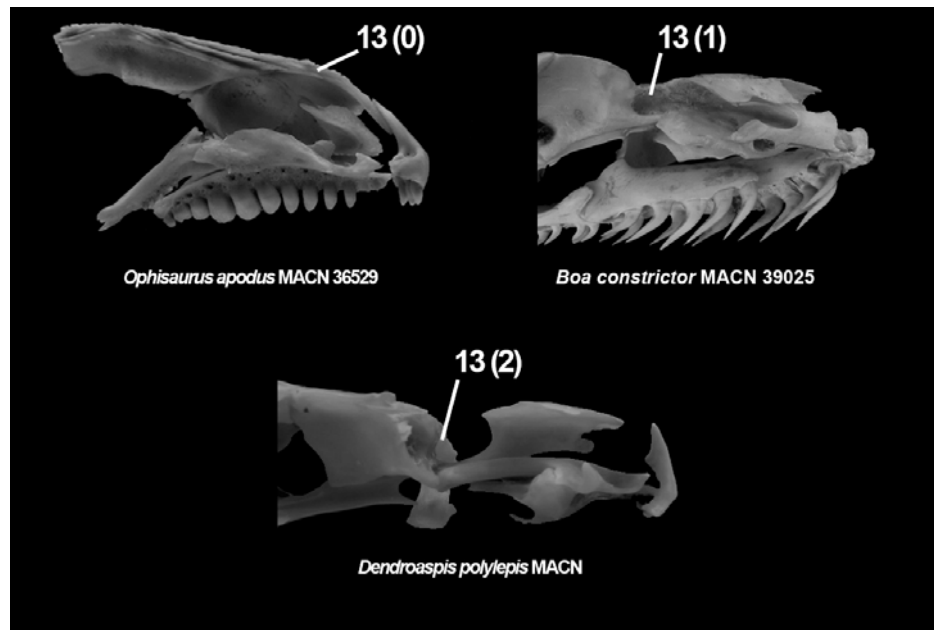
**12. Lámina medial (vertical) del nasal ausente (0), o presente, logrando un contacto entre el nasal y el septomaxilar (1).** [Lee y Scanlon, 2002: C30]

Similar al carácter 30 de Lee y Scanlon (2002), aunque en este caso el carácter se refiere no al desarrollo anterior de la lámina medial (vertical) sino a la presencia o ausencia de la misma. En caso de que esta estructura esté presente, ésta se encuentra en contacto con el septomaxilar.



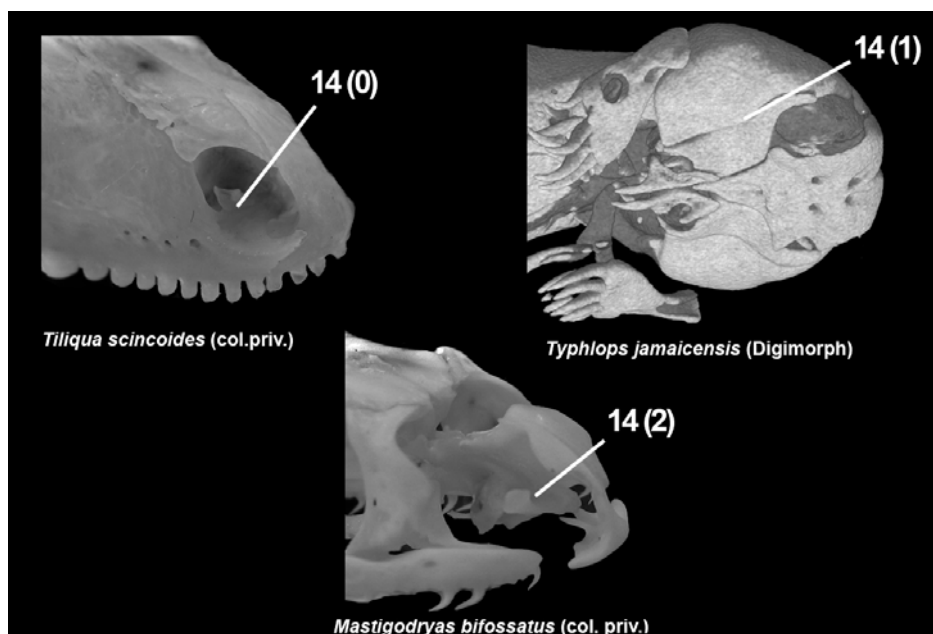
**13. La articulación naso-frontal se produce únicamente mediante el contacto del borde posterior de la lámina horizontal (dorsal) del nasal con el borde anterior de la tabla del frontal (0), o adicionalmente el nasal se contacta medialmente con el frontal a través del contacto que se produce dorsalmente entre la lámina vertical (medial) del nasal con el pilar medial frontal y/o ventralmente con el proceso subolfatorio del frontal (1), o la articulación naso-frontal se reduce a un pequeño punto de contacto de la parte ventral de la lámina vertical (medial) con el proceso subolfatorio del frontal o se encuentra ausente (2).** [Kluge, 1991: C 14-Cundall et al., 1993: C5-Tchernov et al., 2000: C4-Lee y Scanlon, 2002: C 27, 28 y 29-Apesteguía y Zaher, 2006: C8]

Parte de este carácter ha sido tratado y definido en varios análisis. Sin embargo, utilizo la revisión anatómica realizada por Rieppel (2007), en la cual establece claramente tres principales condiciones para el contacto entre el nasal y el frontal.



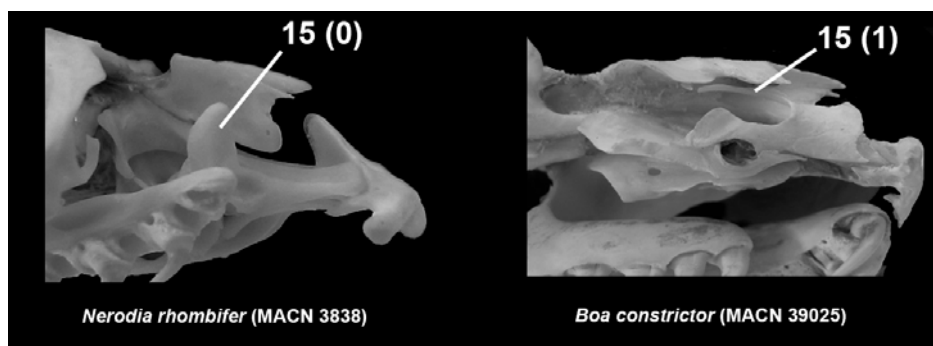
**14. El septomaxilar contacta lateralmente mediante el proceso lateral al maxilar (0), o el proceso lateral del septomaxilar está en contacto con el prefrontal lateralmente (1), o este proceso lateral se encuentra libre (i.e. no existe contacto entre el septomaxilar y el maxilar/prefrontal) (2).**

En saurios el septomaxilar posee un amplio contacto, frecuentemente un solapamiento, entre la proyección lateral de éste y el maxilary lingual shelf la región medial anterior del maxilar. En los Scolecophidia, tampoco existe un proceso lateral libre del septomaxilar, ya que este hueso se encuentra lateralmente en íntimo contacto con el prefrontal (*Leptotyphlops* y *Typhlops*) o con el nasal (*Liotyphlops*). En aletínofidios el septomaxilar solo posee contacto con los elementos del complejo nasal (vomer, nasal), existiendo un proceso lateral libre.



**15. El proceso lateral del septomaxilar posee un extremo dorsal romo (0), o presenta una expansión en forma de espina de variable longitud dirigida posteriormente (1).** [Tchernov et al., 2000: C6- Lee y Scanlon, 2002: C80-Apesteguía y Zaher, 2006: C9]

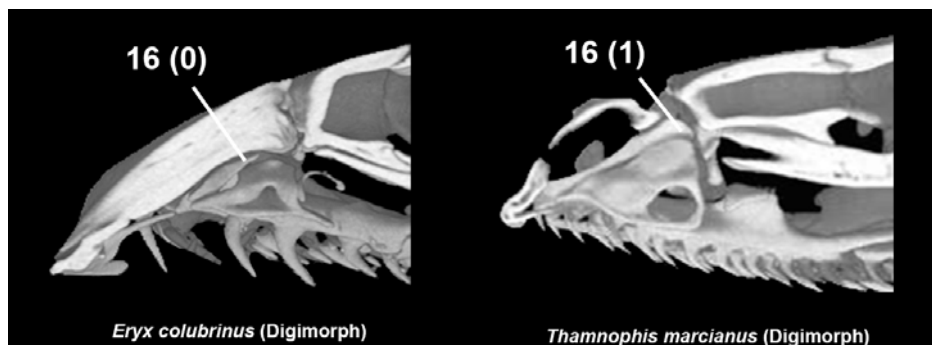
Este carácter fue redefinido a partir de la definición dada por Apesteguía y Zaher (2006), aunque teniendo en cuenta las observaciones dadas por Lee y Scanlon (2002) acerca de la fragilidad de esta estructura y la variabilidad observada en ejemplares de diferente estadio ontogenético.



**16. El septomaxilar no se articula (0), o sí se articula (1) con el pilar medial del frontal.** [Tchernov et al., 2000: C7- Lee y Scanlon, 2002: C 82- Apesteguía y Zaher, 2006: C10]

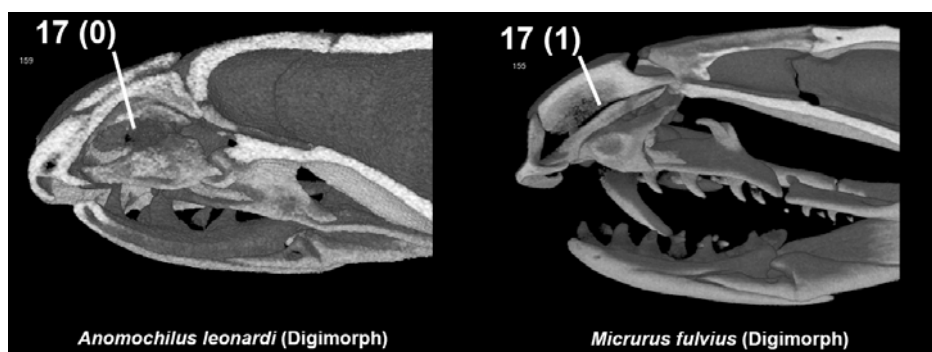


En colubroideos, el proceso posterior del septomaxilar posee un importante desarrollo, contactando al frontal en la línea media de este hueso. En algunos casos (ver Cundall y Shardo [1995]) incluso el septomaxilar forma una especie de cóndilo, el cual aumenta la movilidad de todo el bloque nasal con respecto al resto del cráneo (rinokinesis).



**17. Cúpula vomeronasal fenestrada medialmente (0), o cerrada medialmente por el contacto suturado entre el septomaxilar y el vomer (1).** [Cundall et al., 1993: C6-Tchernov et al., 2000: C9- Lee y Scanlon, 2002: C86-Apesteguía y Zaher, 2006: C12]

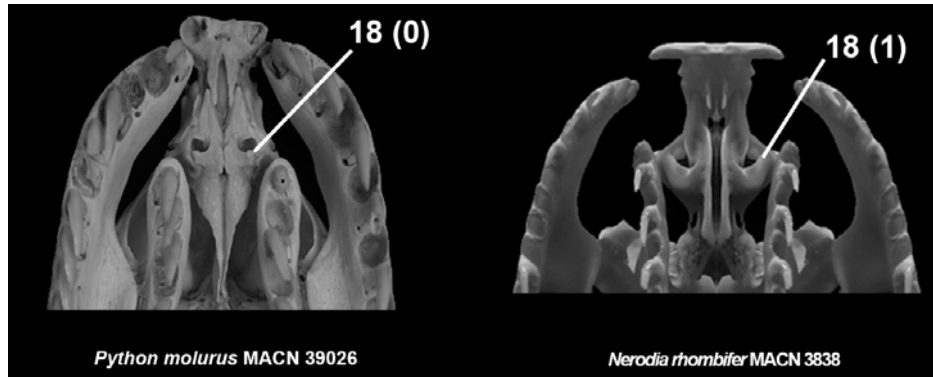
En algunas serpientes, el contacto medial entre el septomaxilar y el vomer se produce en los extremos anterior y posterior de los mismos, generando una abertura en el sector medio. En serpientes derivadas (Caenophidia) esta fenestra se encuentra completamente cerrada, ya que el septomaxilar y el vomer se contactan completamente en el sector medio.



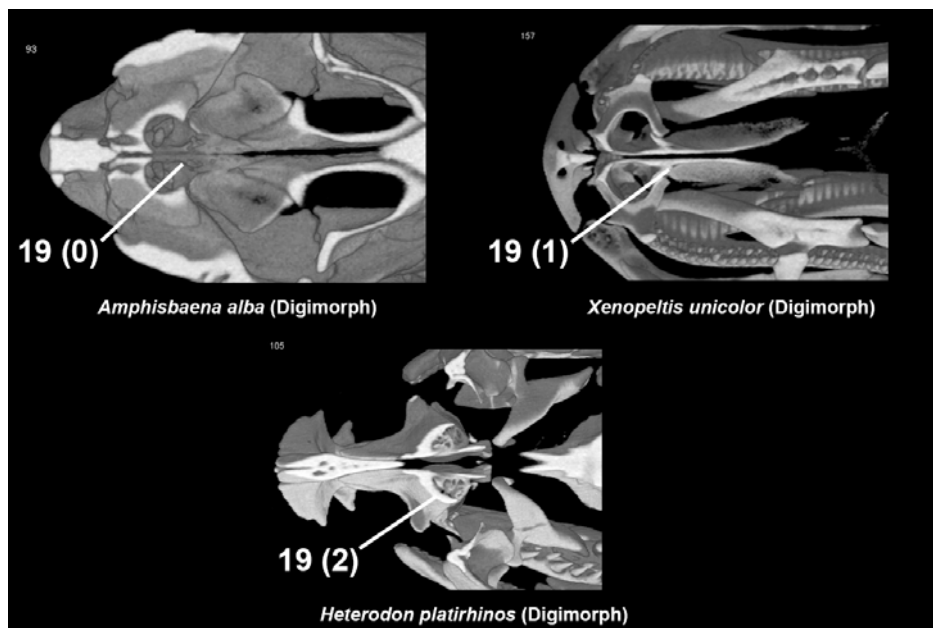
**18. El septomaxilar forma todo el margen lateral de la abertura del órgano de Jacobson (0), o el vomer se extiende en la parte posterior del margen lateral de la abertura, restringiendo al septomaxilar a la**

parte anterolateral del margen lateral de la abertura del órgano de **Jacobson (1)**. [Tchernov et al., 2000: C10- Lee y Scanlon, 2002: C84- Apesteguía y Zaher, 2006: C13]

Véase Groombridge (1979) para más detalles acerca de este carácter.



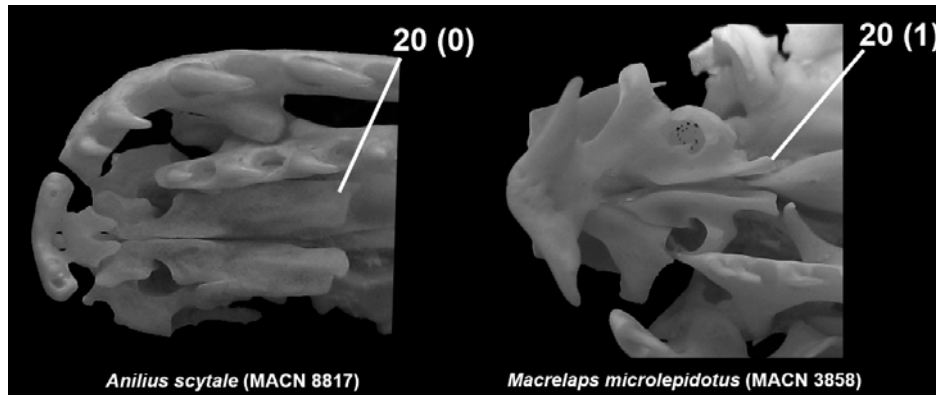
19. El nervio vomeronasal no perfora el vomer (0), o perfora el vomer con un solo foramen o a lo sumo 2 o 3 forámenes (1), o perfora al vómer a través de un gran número de pequeños forámenes (formando una **placa cribosa**) (2). [Tchernov et al., 2000: C11- Lee y Scanlon, 2002: C85- Apesteguía y Zaher, 2006: C14]



**20. Lámina posterior ventral (horizontal) del vomer larga y con sus bordes paralelos (0), o corta terminando caudalmente en un extremo aguzado (1).**

[Tchernov et al., 2000: C12-Lee y Scanlon, 2002: C88-Apesteguía y Zaher, 2006: C15]

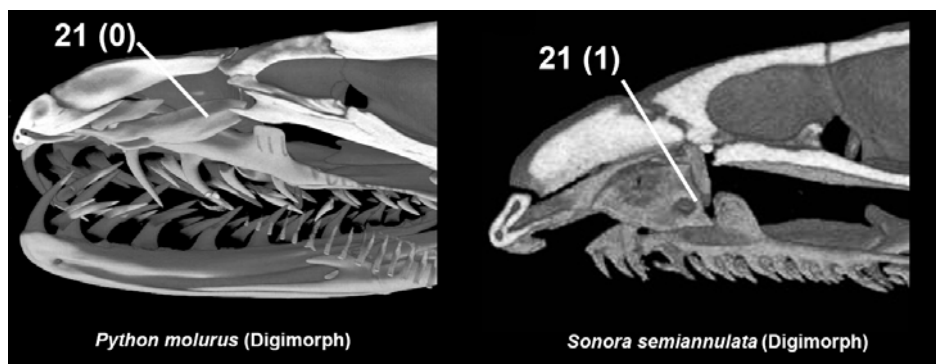
Véase Groombridge (1979) para más detalles acerca de este carácter.



**21. Lámina posterior dorsal (vertical) del vomer bien desarrollada, formando más de la mitad de la longitud total del vomer (1), o reducida, formando un tercio de la longitud total del vomer (1).**

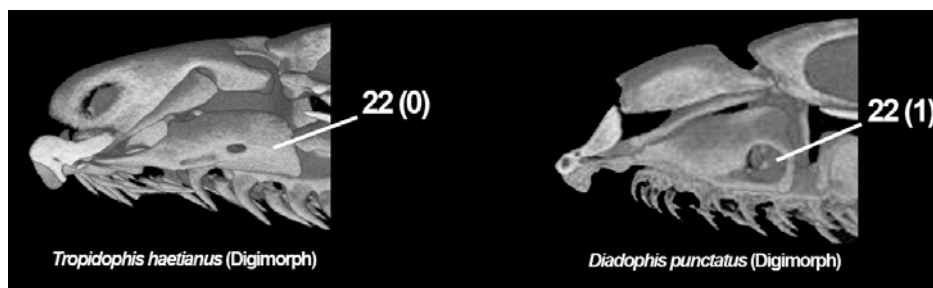
[Tchernov et al., 2000: C13-Lee y Scanlon, 2002: C89-Apesteguía y Zaher, 2006: C16]

Véase Groombridge (1979) para más detalles acerca de este carácter.

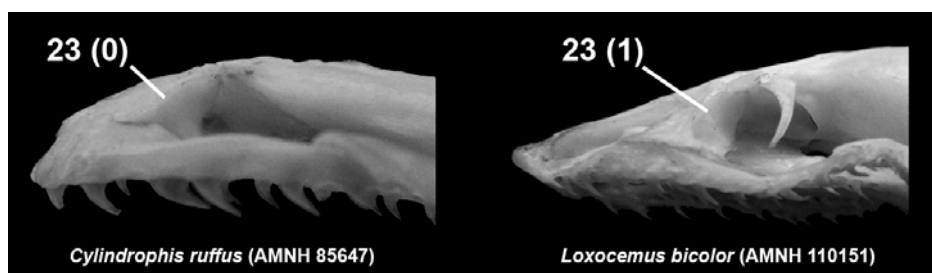


**22. Lámina posterior dorsal (vertical) del vomer completamente osificada (0), fenestrada o profundamente emarginada (1).** [Marx y Rabb, 1972: C28]

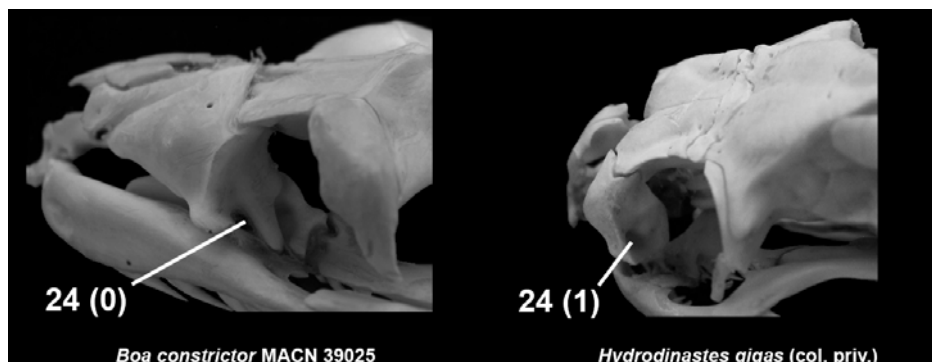
En aletínofidios, existe una muesca en la región posterior de la lámina posterior dorsal (vertical), la cual no debe confundirse con la emarginación presente en algunos colubroideos. Véase Marx y Rabb (1972) para más detalles acerca de este carácter.



**23. Margen orbital (lateral) del prefrontal se encuentra inclinado anteroventralmente (0), o está posicionado verticalmente (1).** [Tchernov et al., 2000: C14- Lee y Scanlon, 2002: C 39-Apesteguía y Zaher, 2006: C17]

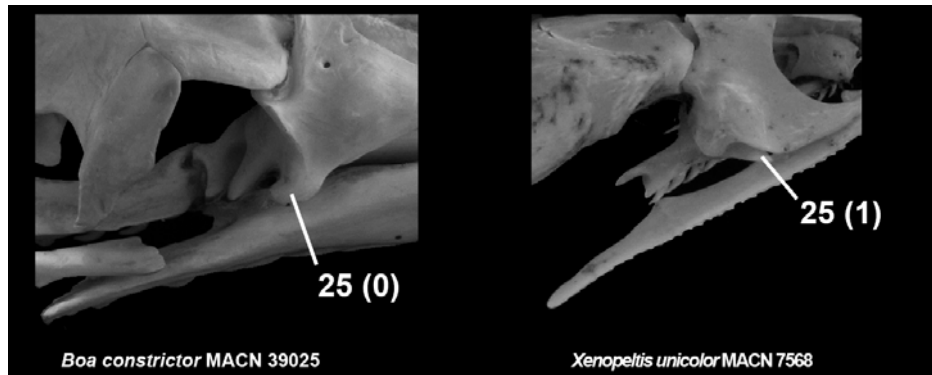


**24. Foramen lacrimal está localizado entre el prefrontal y el maxilar (0), o se encuentra completamente conformado por el prefrontal (1).** [Tchernov et al., 2000: C15- Lee y Scanlon, 2002: C45-Apesteguía y Zaher, 2006: C18]

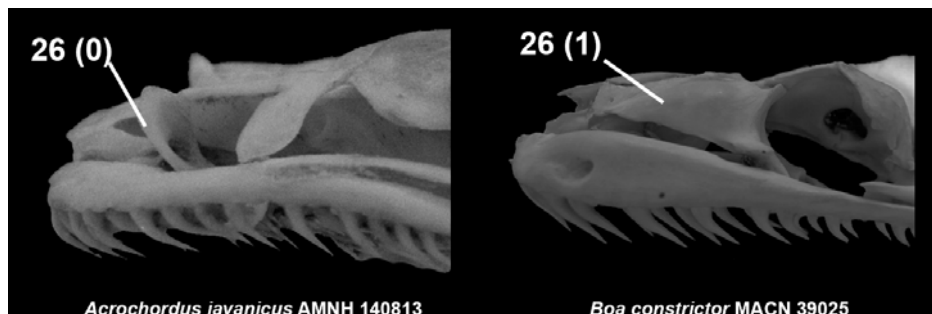


**25. El proceso lateral en forma de "pié" del prefrontal contacta al maxilar solamente (0), o al maxilar y el palatino (1).** [Tchernov et al., 2000: C16- Lee y Scanlon, 2002: C36-Apesteguía y Zaher, 2006: C19]

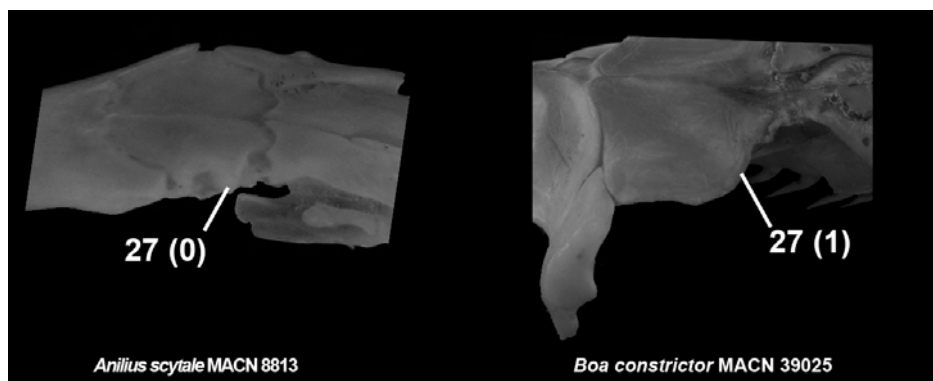
Se sigue el criterio de Lee y Scanlon (2002), utilizando sólo dos estados para este carácter.



**26. El proceso anterolateral del prefrontal que cubre a la glándula nasal y forma el techo del *aditus conchae* está ausente (0), o bien desarrollado (1).** [Tchernov et al., 2000: C19-Apesteguía y Zaher, 2006: C21]

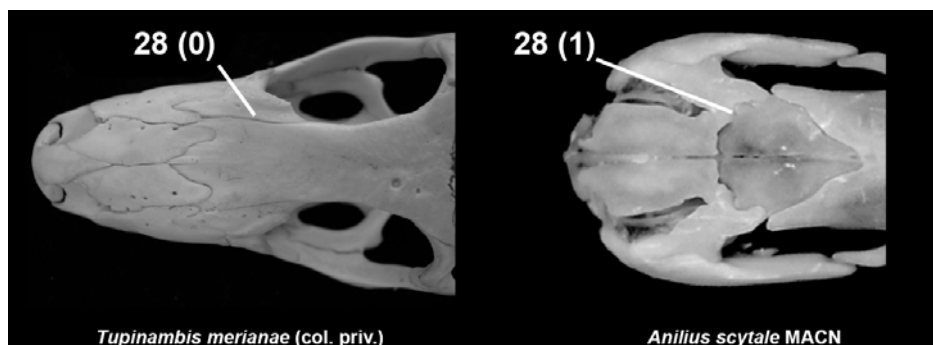


**27. Cresta preorbitaria del frontal diferenciada y bien desarrollada, cubierta por el nasal (0), o pobremente desarrollada y cubierta levemente por el nasal (1), o ausente (2).** [Tchernov et al., 2000: C20-Lee y Scanlon, 2002: C53-Apesteguía y Zaher, 2006: C25]



**28. El prefrontal se articula con el frontal lateralmente (0), o anterolateralmente (1)**

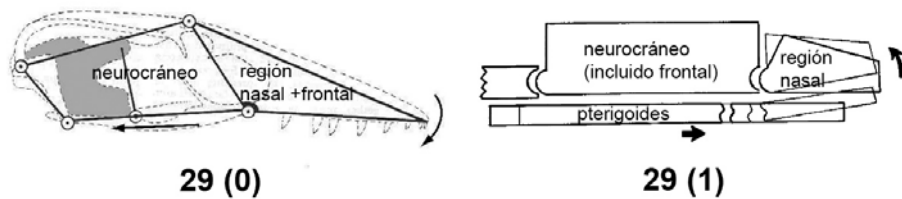
En saurios, el borde dorsal del prefrontal se contacta con el sector lateral del frontal, generándose entre éstos huesos una sutura paralela al eje longitudinal del cráneo. En serpientes aletínofidas, el sector anterodorsal del prefrontal invade en parte al borde anterior del frontal y de esta manera, generándose una sutura más oblicua.



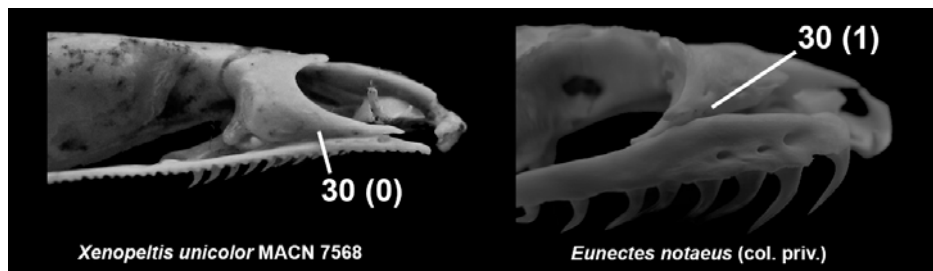
**29. Prokinesis ausente (0), o presente (1).**

Frazzetta (1962) delimita a la prokinesis (término acuñado por Hofer [1949]) a los movimientos kinéticos que ocurren por delante de los ojos en los lepidosaurios. Para que este movimiento pueda ocurrir, la región nasal debe estar separada del frontal dorsalmente, mientras que el punto de pivote se establece más ventralmente. Esto sucede en serpientes actuales, aunque de manera más compleja (ver Cundall y Shardo, 1995), aunque a fines prácticos de la definición de este carácter utilizo la definición dada por Frazzetta (1962). La condición plesiomórfica se encuentra en saurios, en los cuales los nasales se

encuentran netamente articulados con los frontales, estando el punto de articulación situado en el contacto parietal-frontal (mesokinesis). En serpientes, existe un mínimo o nulo contacto dorsal entre frontales y nasales, estando la región nasal (nasal+vomer+septomaxilar+premaxilar) funcionando como una unidad diferente y pivotando con los frontales. El movimiento dorsoventral de esta unidad nasal se efectúa mediante el movimiento hacia delante de la barra pterigopalatina.

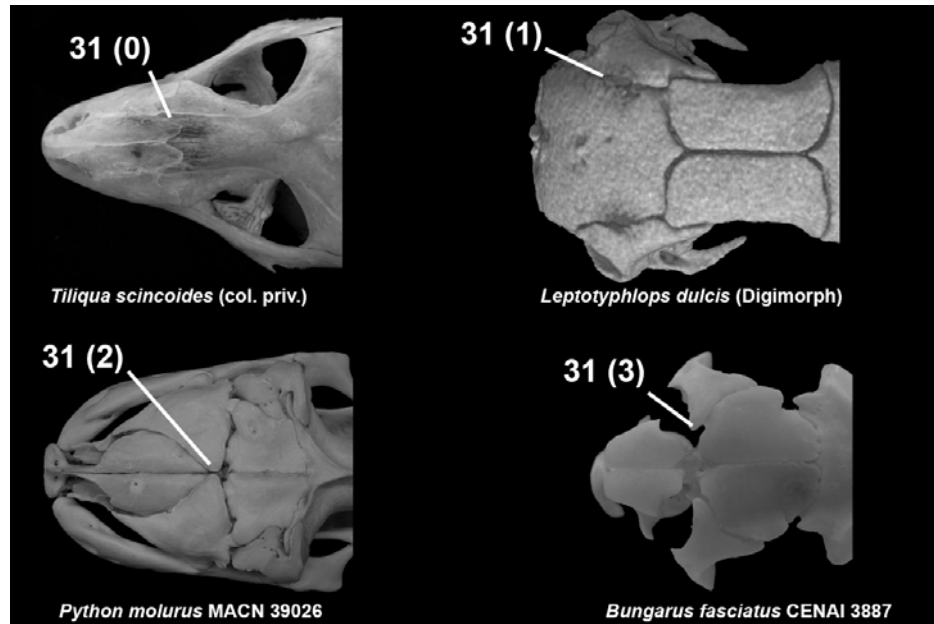


**30. El margen ventral de la superficie lateral del prefrontal articula a través de toda su longitud con la superficie dorsal del maxilar (0), o retiene sólo un contacto posterior (i.e. en la esquina anteroventral de la órbita) (1).** [Tchernov et al., 2000: C22-Lee y Scanlon, 2002: C34-Apesteguía y Zaher, 2006: C22]



**31. El nasal y el prefrontal no se encuentran en contacto debido a la posición intermedia del maxilar (0), o el prefrontal se contacta ampliamente con el nasal, formando una línea oblicua (1), o la lámina dorsal del prefrontal contacta/forma un contacto solapado con el nasal en el sector posterior (2), o no existe contacto prefrontal-nasal debido a la reducción de la lámina dorsal del prefrontal (3).** [Cundall et al., 1993-Tchernov et al., 2000: C23-Lee y Scanlon, 2002: C33-Apesteguía y Zaher, 2006: C23]

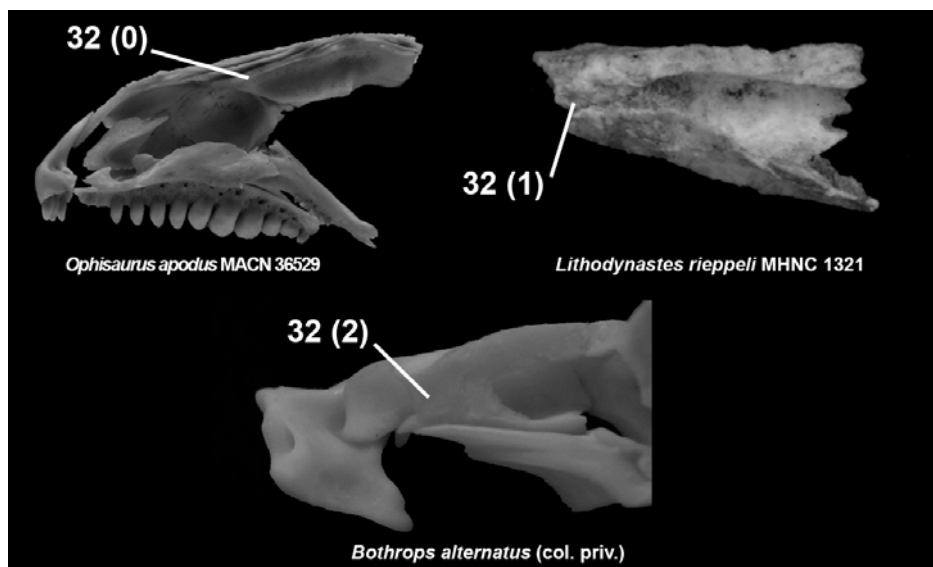
Este carácter ha sido modificado a partir de los estados propuestos por Lee y Scanlon (2002) y Apesteguía y Zaher (2006).



**32. Pilares mediales del frontal no contactan a los procesos subolfatorios (0), entran en contacto pero no están fusionados (1), o se encuentran fusionados formando un pilar interolfatorio completo (2).**  
[Cundall et al., 1993: C7-Tchernov et al., 2000: C24-Lee y Scanlon, 2002: C57-Rieppel et al., 2002: C54-Apesteguía y Zaher, 2006: C24]

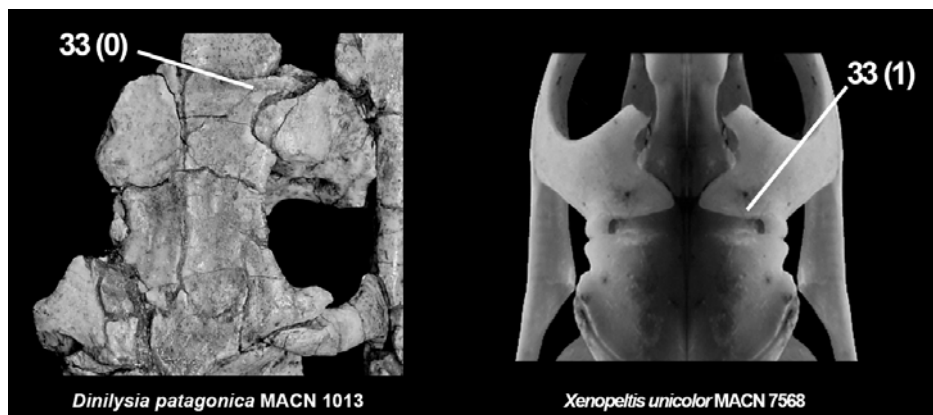
Se redefinió el carácter a partir del análisis anatómico realizado por Rieppel (1977, 2007).



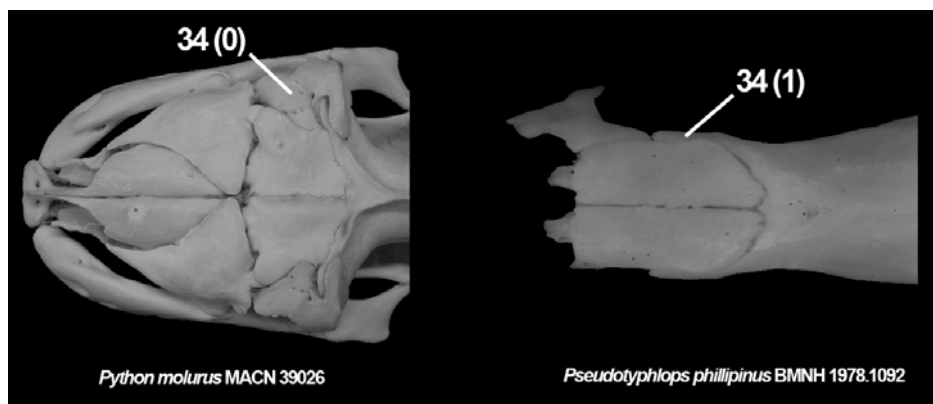


**33. El proceso preorbitario del frontal se encuentra dorsalmente expuesto (0), o se encuentra cubierto por el prefrontal (1).**

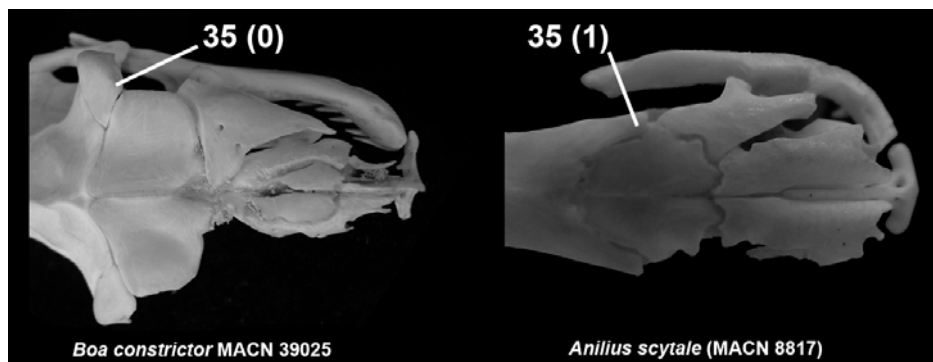
En saurios actuales y *Dinilysia*, el hueso frontal posee un proceso preorbitario que bordea anteriormente al sector anterior del prefrontal, estando el mismo expuesto dorsalmente. En serpientes, el prefrontal invade el sector anterolateral del frontal, cubriendo al proceso preorbitario (cuando está presente).



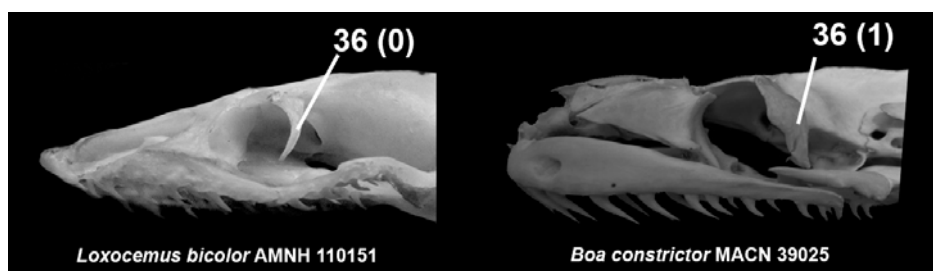
**34. Hueso postfrontal presente (0), o ausente (1).** [Cundall et al., 1993: C10-Tchernov et al., 2000: 25-Apesteguía y Zaher, 2006: C26]



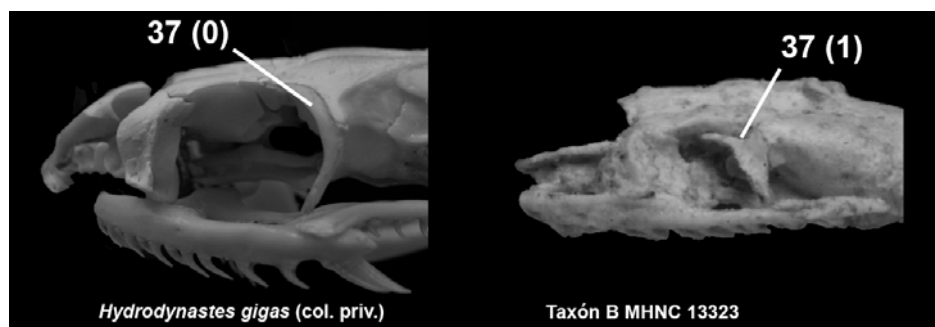
**35. Hueso postorbitario presente (0), o ausente (1).** [Cundall et al., 1993: C9-Tchernov et al., 2000: C26-Lee y Scanlon, 2002: C47-Apesteguía y Zaher, 2006: C27]



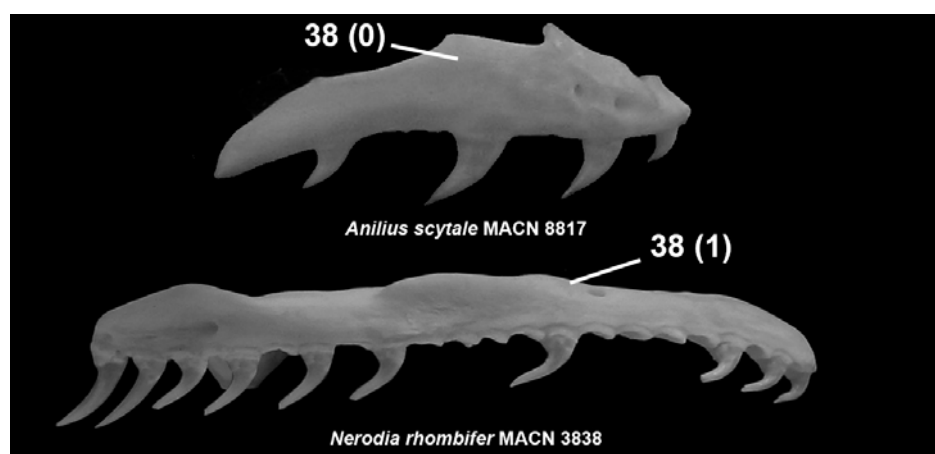
**36. Extremo ventral del postorbitario se encuentra separado por un amplio espacio del ectopterigoides (0), o se encuentra muy cerca/contacta al ectopterigoides , formando un margen posterior de la órbita completo (1).** [Tchernov et al., 2000: C27-Lee y Scanlon, 2002: C51-Apesteguía y Zaher, 2006: C28]



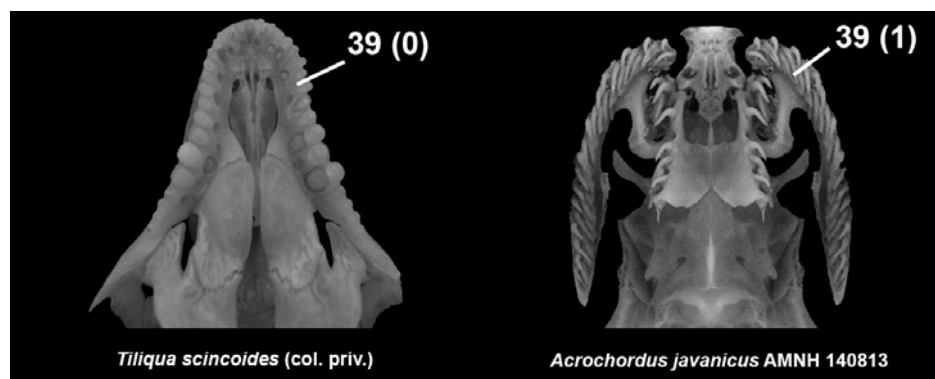
**37. Región dorsal del postorbitario simple (0) o bifurcada (1).** [Tchernov et al., 2000: C28-Lee y Scanlon, 2002: C48-Apesteguía y Zaher, 2006: C29]



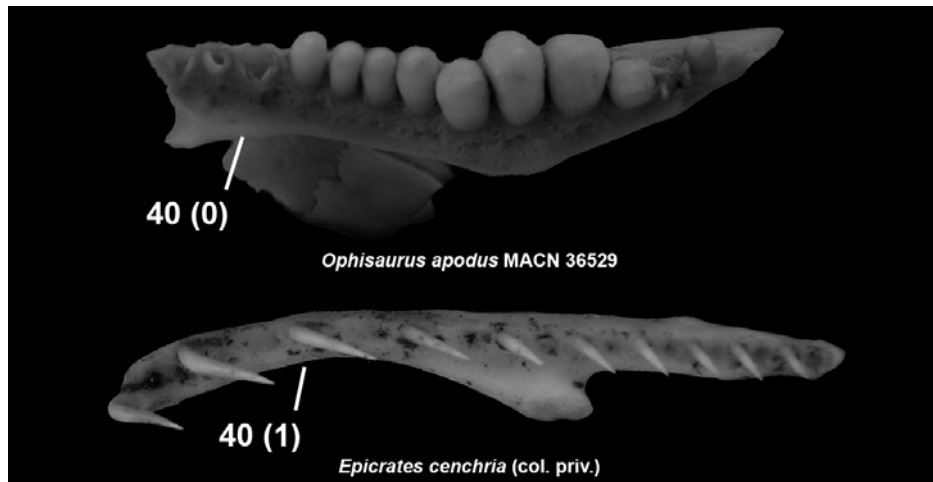
**38. Proceso ascendente del maxilar presente y bien desarrollado (0), o pobremente desarrollado/ausente (i.e. margen dorsal del maxilar relativamente recto) (1).** [Tchernov et al., 2000: C29-Lee y Scanlon, 2002: C14-Rieppel et al., 2002: C5-Apesteguía y Zaher, 2006: C38]



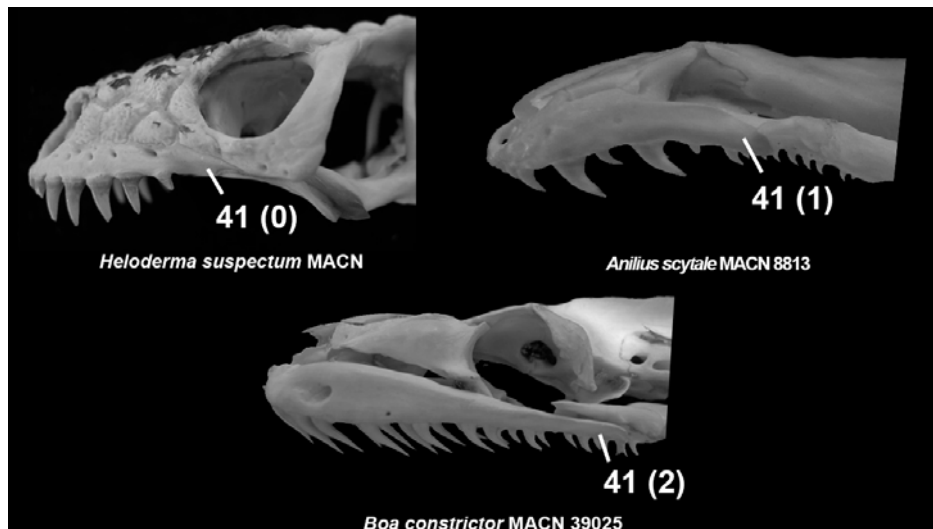
**39. Extremo anterior del maxilar derecho o levemente curvado medialmente (0), o fuertemente curvado medialmente (1).** [Rieppel et al., 2002: C6-Apesteguía y Zaher, 2006: C39]



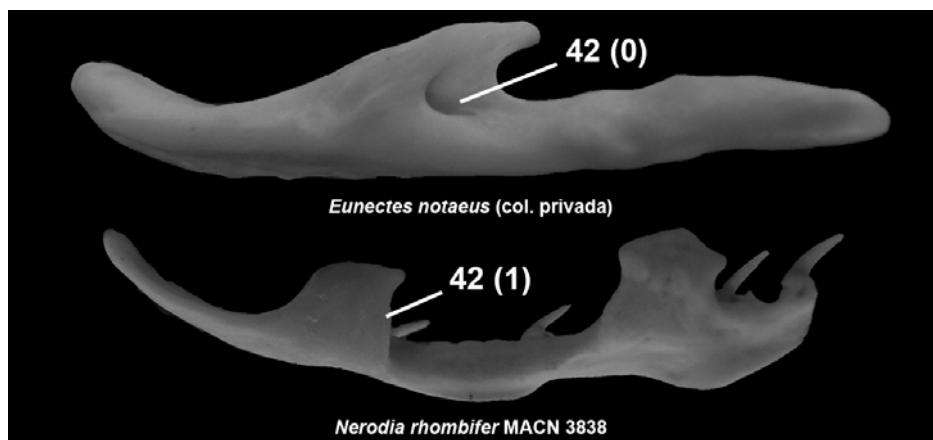
**40. Pequeño escalón horizontal en la superficie medial del extremo anterior del maxilar presente (0), o ausente (1).** [Lee y Scanlon, 2002: C15-Rieppel et al., 2002: C7-Apesteguía y Zaher, 2006: C40]



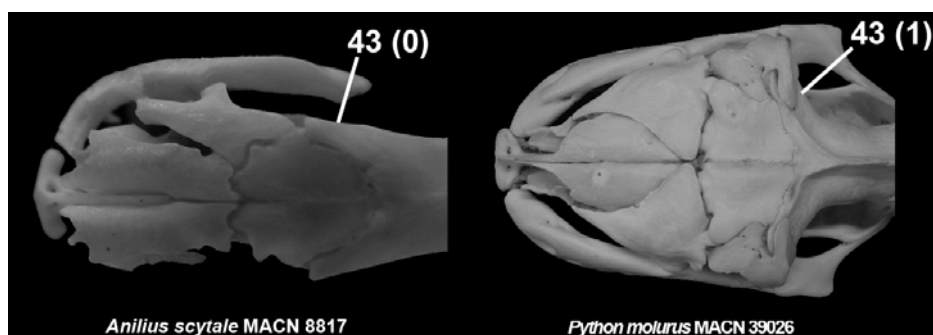
**41. El extremo posterior del maxilar no se proyecta mas allá del margen orbital posterior (0), o se proyecta moderadamente mas allá del borde orbital posterior (1), o se proyecta muy por detrás del margen orbital posterior, mediante una superficie fina y ancha (2).** [Rieppel et al., 2002: C8-Apesteguía y Zaher, 2006: C41]



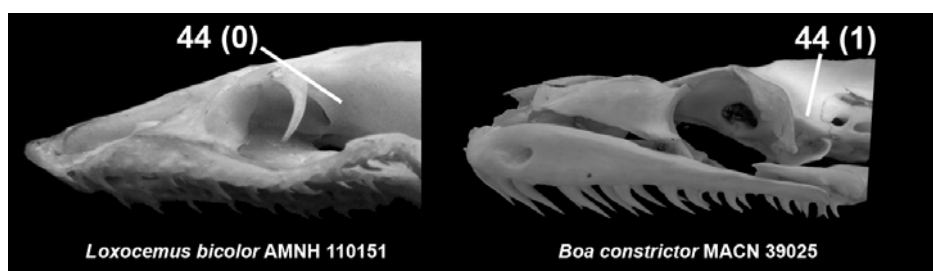
**42. Proceso palatino del maxilar perforado por un foramen (0), o no perforado (1).** [Cundall et al., 1993-Tchernov et al., 2000: C30-Lee y Scanlon, 2002: C21-Apesteguía y Zaher, 2006: C43]



**43. Parietal sin (0), o con (1) alas laterales que se contactan con el postorbitario. [Rieppel et al., 2002: C14-Apesteguía y Zaher, 2006: C30]**



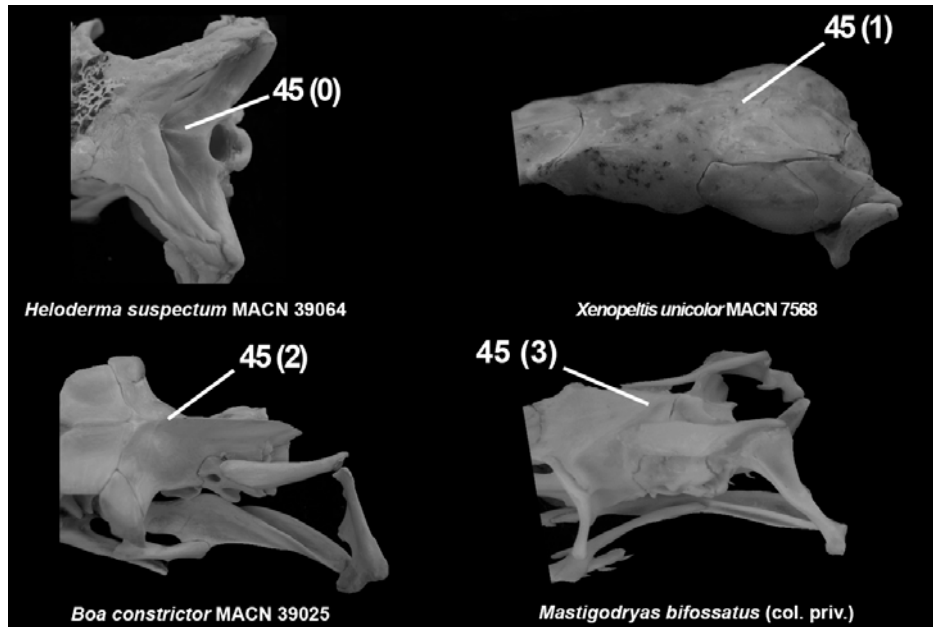
**44. Cresta lateral conspicua del parietal que se extiende posteriormente desde ala lateral anterior hasta el prootico ausente (0), o presente (1). [Rieppel et al., 2002: C15-Apesteguía y Zaher, 2006: C31]**



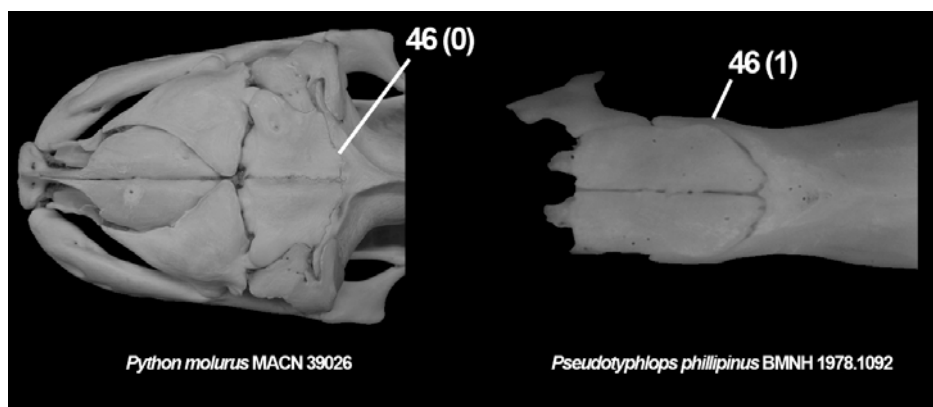
**45. Cresta sagital del parietal ausente (0), o presente, baja en su parte posterior y fusionándose dentro de unas crestas divergentes anteriormente (1), o presente, prominente y fusionándose dentro de crestas curvadas anterolateralmente en el extremo anterior del parietal (2), o la cresta sagital está ausente, estando sólo presentes las**

**crestas laterales y formando una tabla dorsal triangular (3).** [Rieppel et al., 2002: C16-Apesteguía y Zaher, 2006: C32]

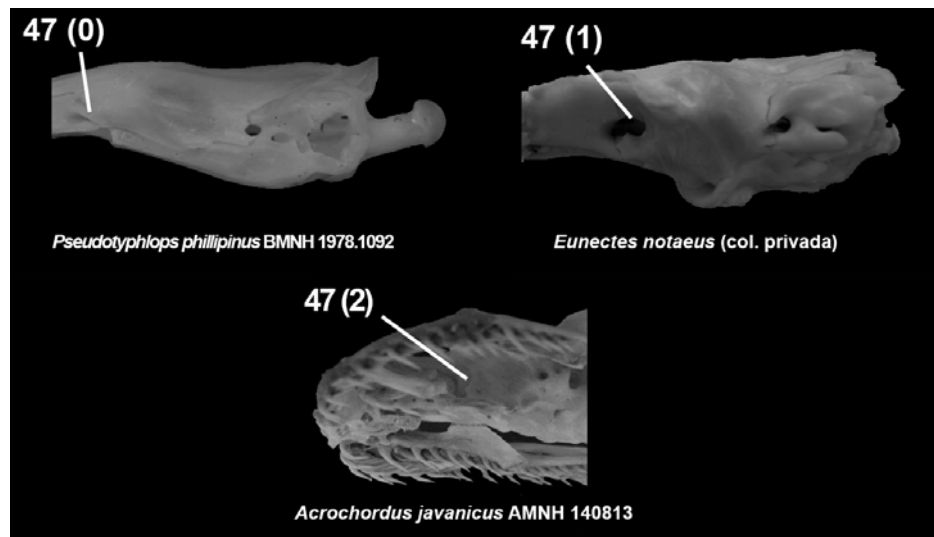
Se agregó un estado más (3) a este carácter, el cual se encuentra presente en tropidofidos y Colubriiformes. El parietal en estas serpientes no posee cresta sagital, mientras ambas crestas anteriores se encuentran bien desarrolladas, delimitando una tabla parietal triangular.



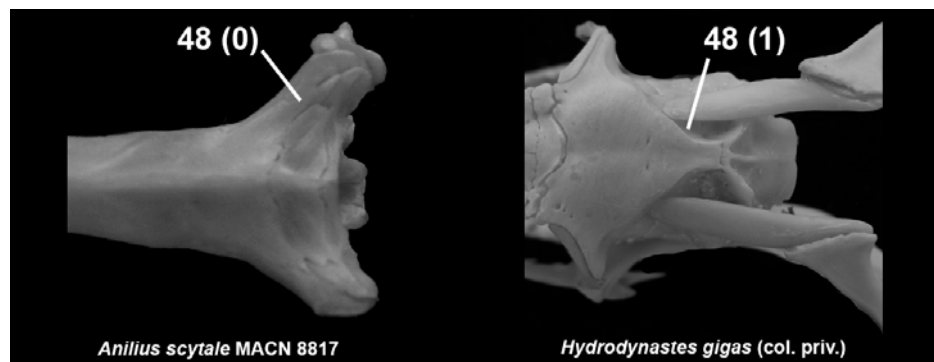
**46. Sutura frontoparietal relativamente recta (0), o el parietal desarrolla un gran proceso supraorbitario, extendiéndose al menos 50% de la longitud del margen dorsal de la órbita (1) (i.e., sutura frontoparietal en forma de U).** [Tchernov et al., 2000: C32-Lee y Scanlon, 2002: C63-Apesteguía y Zaher, 2006: C33]



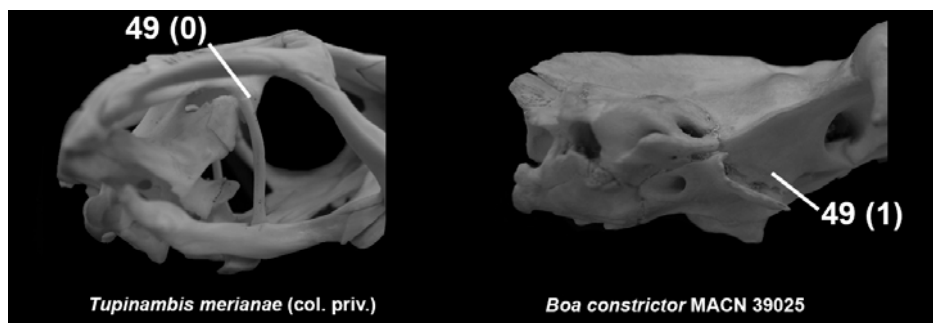
**47. El margen parietal del foramen óptico es recto (0) (i.e. el parietal no está excavado por el foramen óptico), o cóncavo (i.e. el parietal se encuentra excavado por el foramen óptico) (1), o el foramen óptico se encuentra completamente formado por el parietal (2).** [Tchernov et al., 2000: 33-Lee y Scanlon, 2002: C61-Apesteguía y Zaher, 2006: C34]



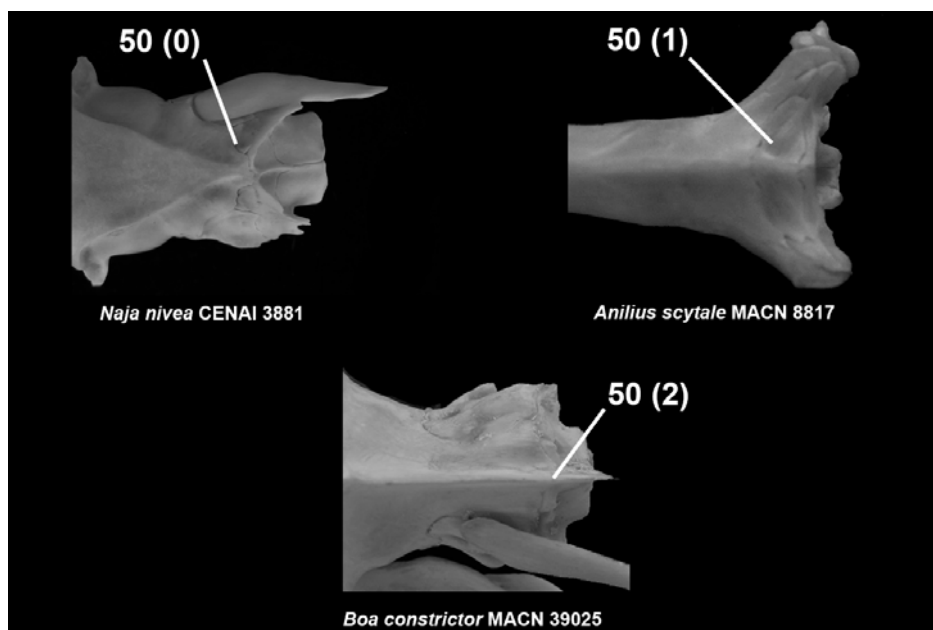
**48. Proceso supratemporal del parietal se encuentra bien desarrollado (0) (i.e. parietales expandidos hasta la altura de la suspensión mandibular), o no distintivamente desarrollados (1).** [Tchernov et al., 2000: C34-Lee y Scanlon, 2002: C66-Apesteguía y Zaher, 2006: C35]



**49. El proceso descendente del parietal no contacta (0), o contacta (1) la región anterior de la base del proceso basipterigoideo.** [Tchernov et al., 2000: C36-Lee y Scanlon, 2002: C68-Apesteguía y Zaher, 2006: C36]

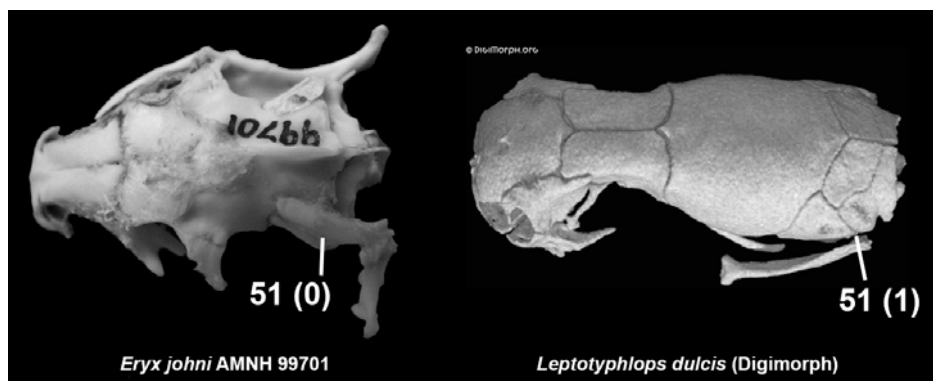


**50. Contacto entre el parietal y el supraoccipital en forma de V con el ápice dirigido anteriormente (i.e. el parietal está invaginado posteriormente) (0), o es esencialmente una línea transversal recta (1), o tiene forma de V con el ápice dirigido posteriormente (i.e. posteriormente en punta) (2).** [Tchernov et al., 2000: C37-Lee y Scanlon, 2002: C64 y 65-Apesteguía y Zaher, 2006: C37]



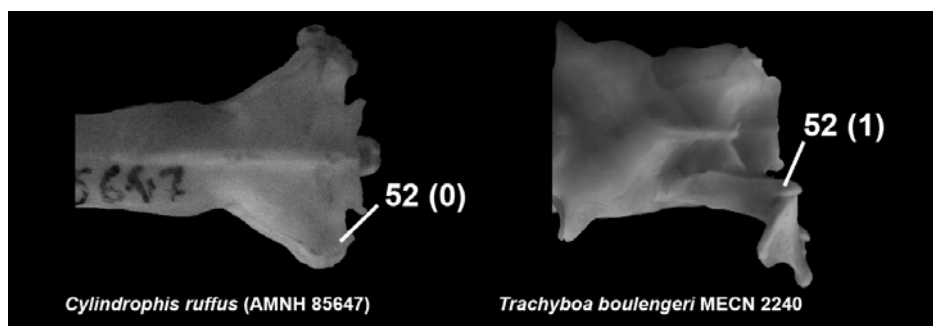
**51. Supratemporal presente (0), vestigial o ausente (1).** [Cundall et al., 1993: C16-Tchernov et al., 2000: C38-Lee y Scanlon, 2002: 69-Apesteguía y Zaher, 2006: C 47]



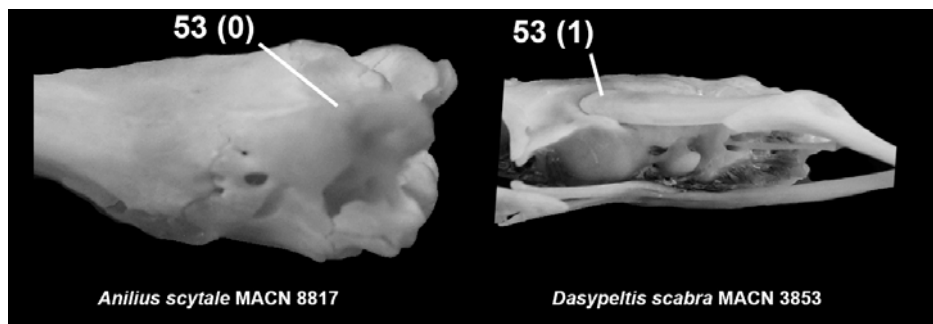


**52. Proceso libre del supratemporal ausente (0), o presente (1).**

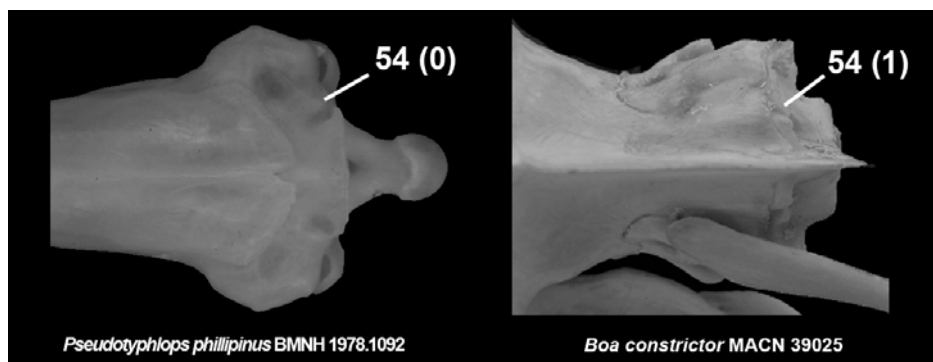
[Tchernov et al., 2000: C 39-Lee y Scanlon, 2002: C70-Rieppel et al., 2002: C32-Apesteguía y Zaher, 2006: C46]



**53. Extremo anterior del supratemporal (faceta) localizada bien por detrás del/los forámenes trigéminos (0), o al nivel de los forámenes trigéminos (1).** [Tchernov et al., 2000: C40-Lee y Scanlon, 2002: C72-Rieppel et al., 2002: C30-Apesteguía y Zaher, 2006: C44]

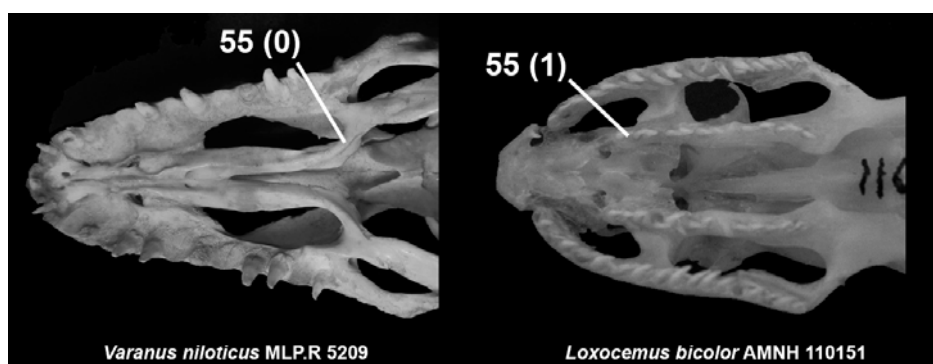


**54. Faceta para el supratemporal del otooccipital lisa (0), o conspicua, conformando un borde bien pronunciado que se proyecta dorsalmente (1).** [Rieppel et al., 2002: C31-Apesteguía y Zaher, 2006: C45]



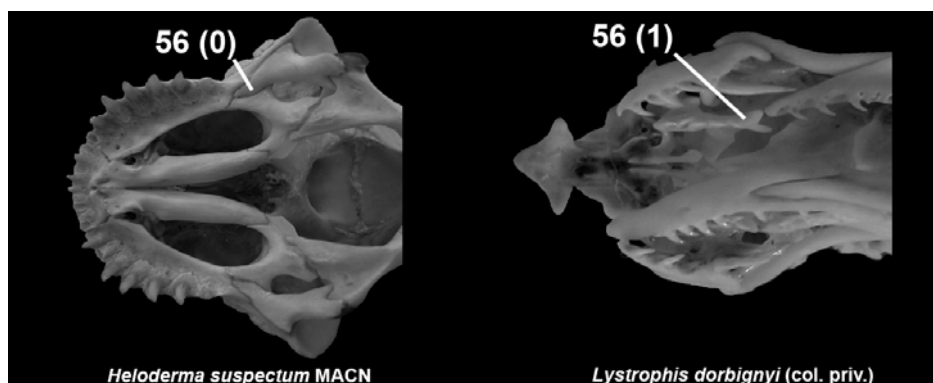
**55. Proceso dentígero anterior del palatino ausente (0), o presente (1).**

[Tchernov et al., 2000: C41-Lee y Scanlon, 2002: C94-Rieppel et al., 2002: C10-Apesteguía y Zaher, 2006: C48]

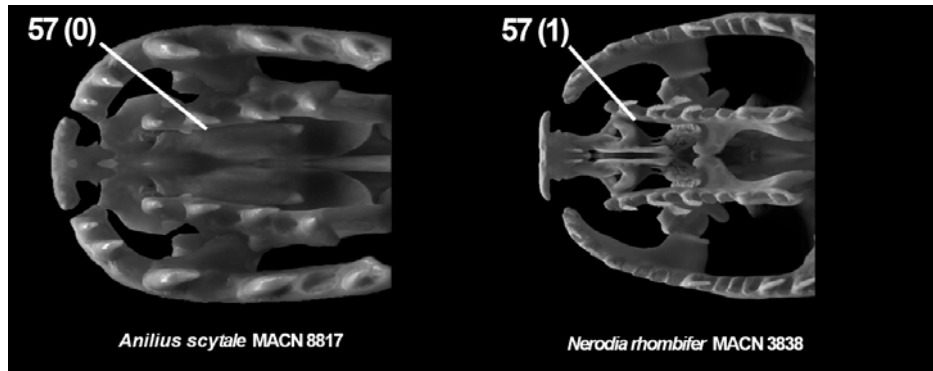


**56. El palatino contacta (0), o no contacta (1) el ectopterigoides.**

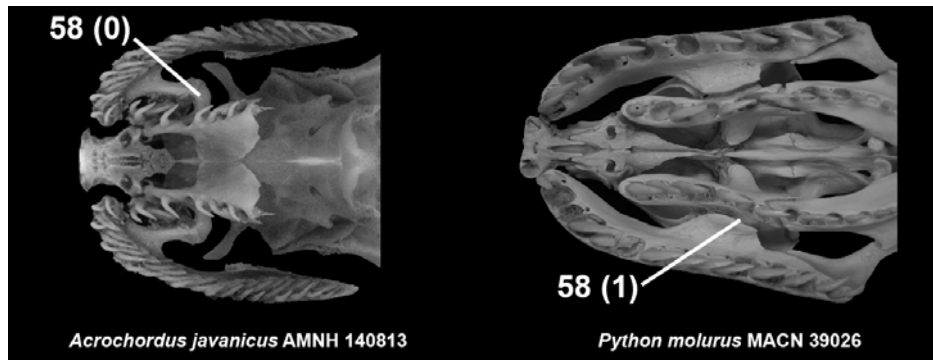
[Tchernov et al., 2000: C42 -Apesteguía y Zaher, 2006: C51]



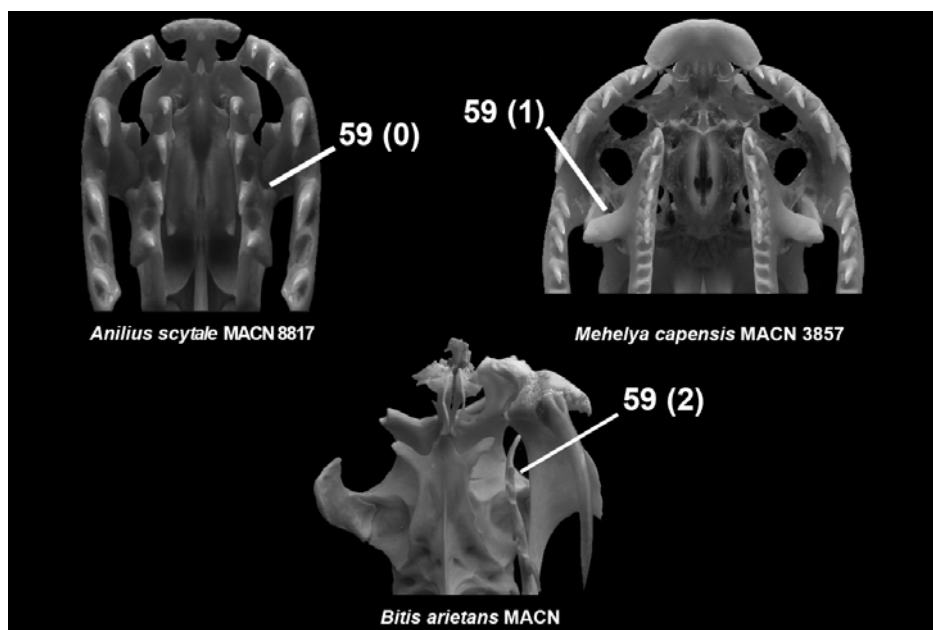
**57. El proceso dentígero del palatino se reúne con el vomer y/o el septomaxilar posterolateralmente a la abertura del órgano de Jacobson (0), o no llega a reunirse (1).** [Tchernov et al., 2000: C43-Lee y Scanlon, 2002: C95-Apesteguía y Zaher, 2006: C52]



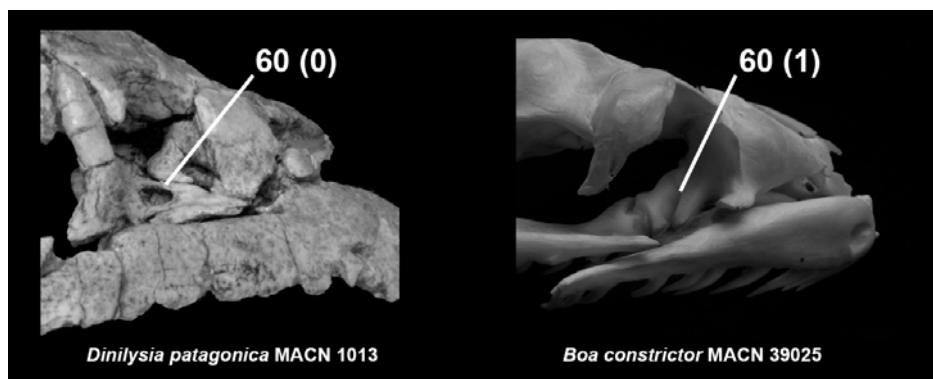
**58. Proceso lateral (maxilar) del palatino se encuentra situado anteriormente al extremo posterior del palatino (0), o en el extremo posterior del palatino (1).** [Tchernov et al., 2000: C44-Lee y Scanlon, 2002: C97-Apesteguía y Zaher, 2006: C53]



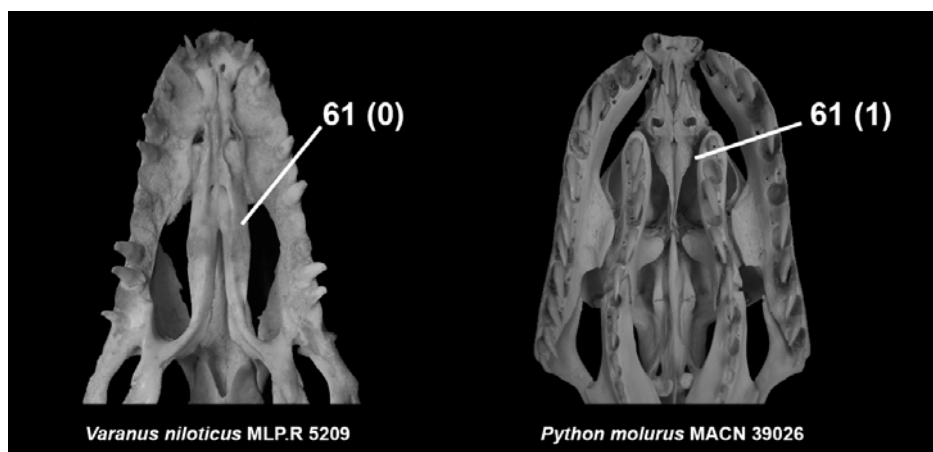
**59. Proceso lateral (maxilar) del palatino articula con el maxilar a través de una articulación bien definida (0), o sólo contacta al maxilar a través de un solapamiento entre éste proceso y el proceso medial (palatino) del maxilar (1), o no hay articulación entre el palatino y el maxilar (2).** [Tchernov et al., 2000: C 45-Lee y Scanlon, 2002: C96-Apesteguía y Zaher, 2006: C54]



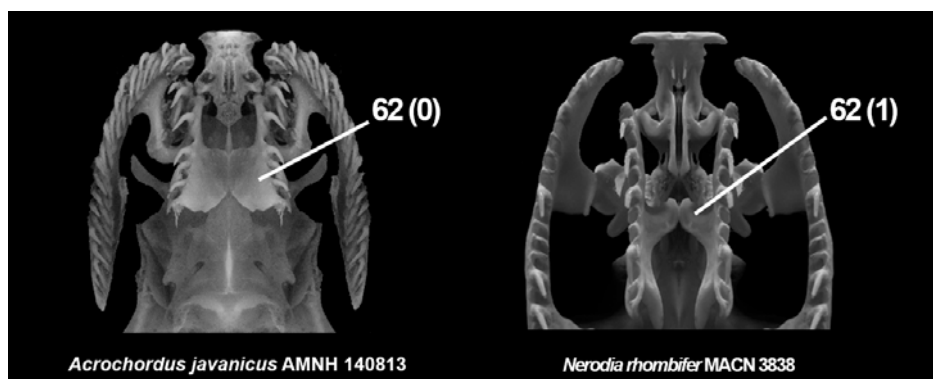
**60. Rama maxilar del nervio trigémino perfora el proceso lateral (maxilar) del palatino (0), o este nervio pasa dorsalmente entre el palatino y el prefrontal (1).** [Tchernov et al., 2000: C46-Lee y Scanlon, 2002: C98-Apesteguía y Zaher, 2006: C55]



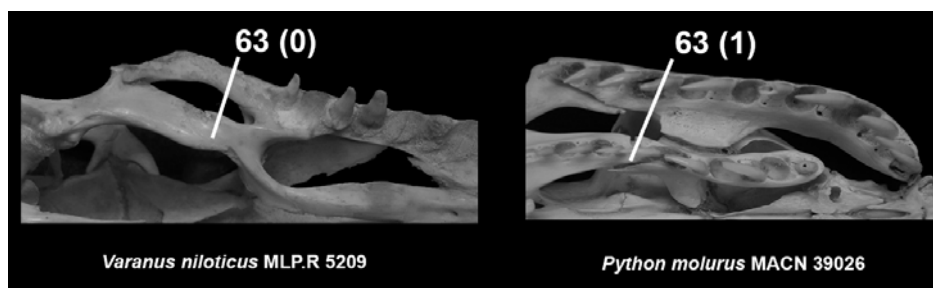
**61. El proceso vomerino del palatino se curva medialmente y se reúne con el vomer a través de una faceta bien definida de articulación (0), o éste toca el vómer sin ningún tipo de articulación/ no lo contacta (1).** [Tchernov et al., 2000: C47-Lee y Scanlon, 2002: C90-Apesteguía y Zaher, 2006: C56]



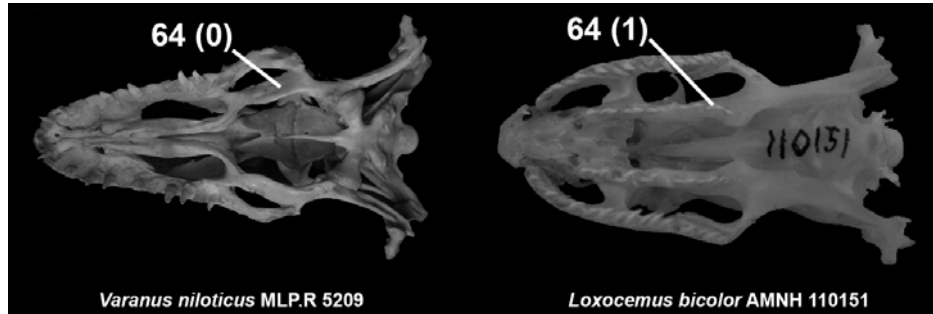
**62. El proceso vomerino (coanal) del palatino conforma una amplia superficie ósea para el pasaje del ducto nasofaríngeo (0), o un pequeño proceso en forma de dedo (1).** [Tchernov et al., 2000: C48-Lee y Scanlon, 2002: C92-Rieppel et al., 2002: C11-Apesteguía y Zaher, 2006: C49]



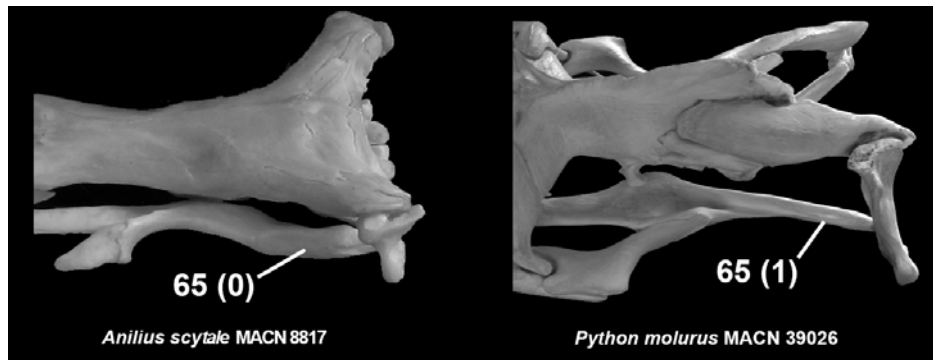
**63. Articulación interna entre el palatino y pterigoides corta (0), o larga (1).** [Tchernov et al., 2000: C49-Lee y Scanlon, 2002: C99-Apesteguía y Zaher, 2006: C57]



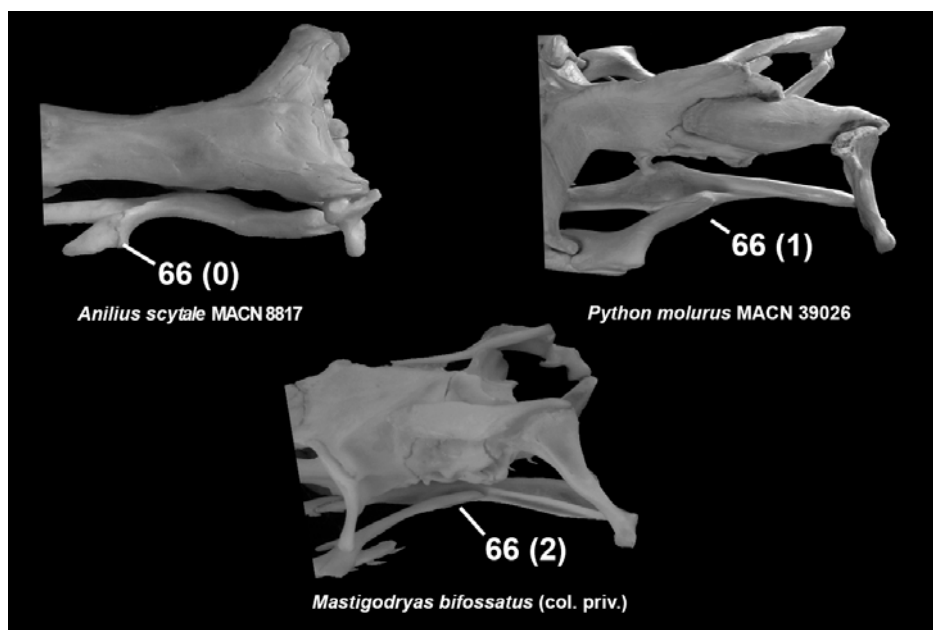
**64. Dientes en el pterigoides ausentes (0), o presentes (1).** [Cundall et al., 1993: C23-Tchernov et al., 2000: C50-Lee y Scanlon, 2002: C181-Rieppel et al., 2002: C13-Apesteguía y Zaher, 2006: C8]



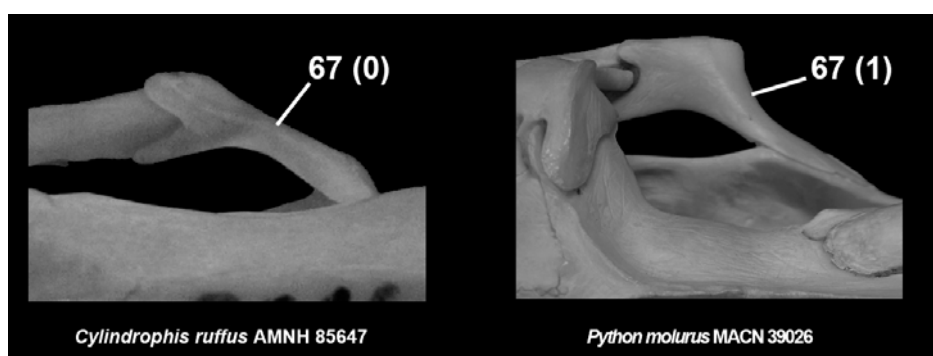
**65. Rama cuadrada de pterigoides robusta, redondeada o triangular pero sin cavidad para la inserción del músculo protractor pterygoidei (0), o con forma de lámina con una conspicua excavación para la inserción del músculo protractor pterygoidei (1).** [Tchernov et al., 2000: C51-Lee y Scanlon, 2002: C105- Apesteguía y Zaher, 2006: C59]



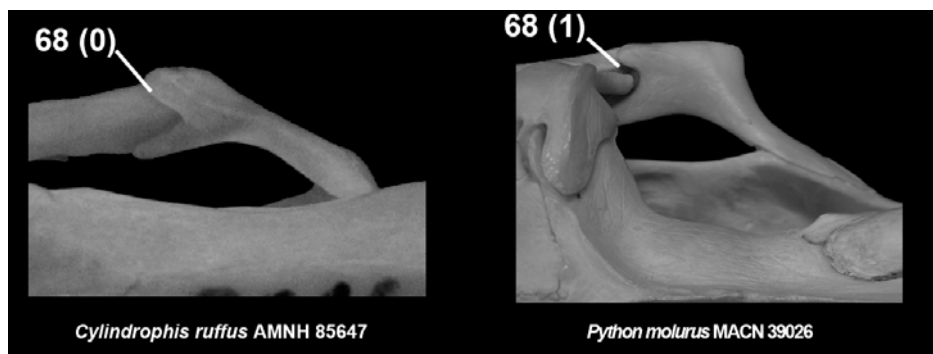
**66. El proceso transversal (lateral) del pterigoides conforma una proyección lateral bien definida que recibe al ectopterigoides en su superficie dorsal anterior (0), o el proceso transversal (lateral) del pterigoides se reduce y recibe al ectopterigoides mayormente en su superficie lateral (1), o en su superficie dorsal (2).** [Cundall et al., 1993: C22-Tchernov et al., 2000: C52 y 101-Lee y Scanlon, 2002: C109-Apesteguía y Zaher, 2006: C60]



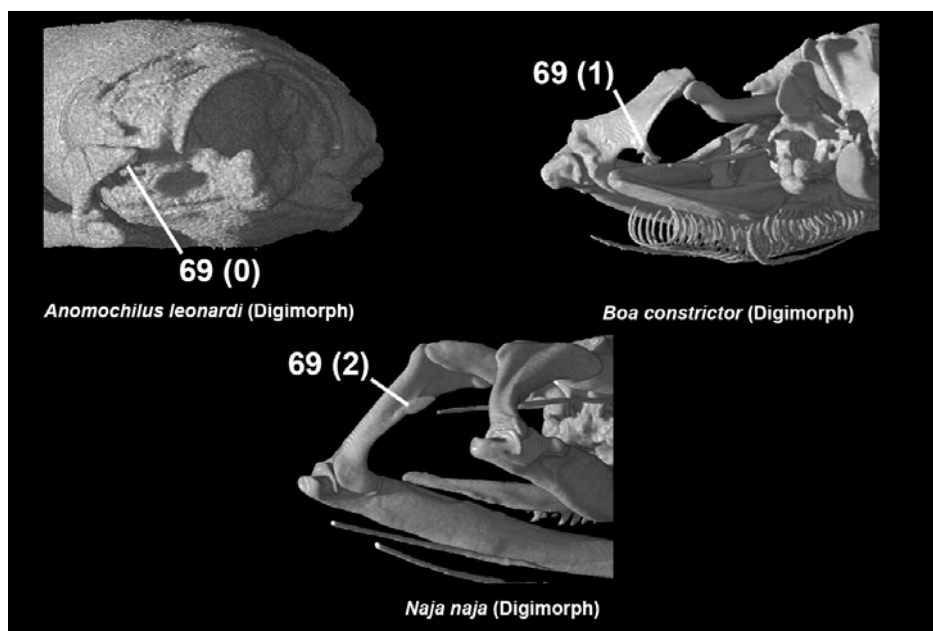
**67. El borde lateral del ectopterygoides es recto (0), o anguloso (1).**  
 [Tchernov et al., 2000: C53-Lee y Scanlon, 2002: C113-Apesteguía y Zaher, 2006: C61]



**68. Extremo anterior del ectopterygoides se encuentra restringido al borde posteromedial del maxilar (0), o invade significativamente la superficie dorsal del maxilar (aproximándose a la esquina posteroventral de la órbita) (1).** [Tchernov et al., 2000: C54-Lee y Scanlon, 2002: C111 y 112-Apesteguía y Zaher, 2006: C62]

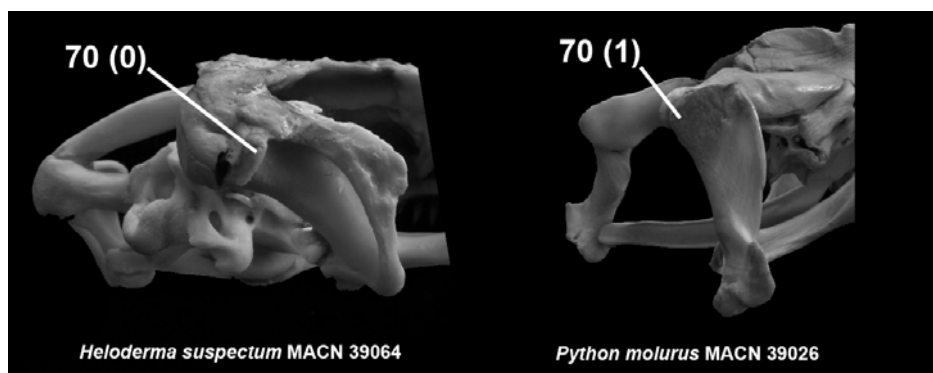


**69.** El estilohial (extremo dorsal del proceso estapedial) se fusiona con el extremo posterior del proceso supraestapedial del cuadrado (0), o éste se fusiona con el sector ventral del rudimentario proceso supraestapedial (1), o el estilohial se fusiona directamente con el cuerpo principal del cuadrado aproximadamente en la mitad del mismo (2). [Tchernov et al., 2000: C59-Lee y Scanlon, 2002: C73 y 146-Apesteguía y Zaher, 2006: C67]

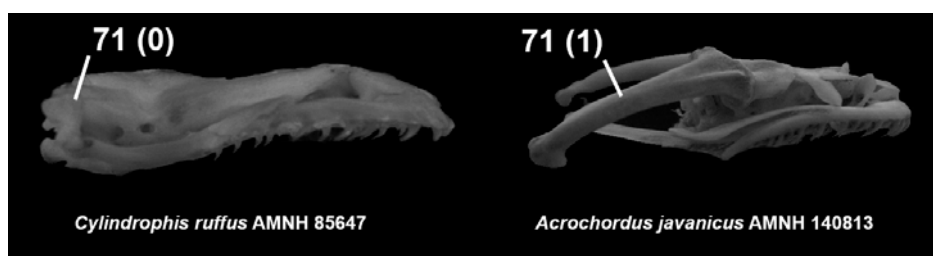


**70.** El cóndilo cefálico del cuadrado se conforma con el extremo dorsal del mismo más el proceso supraestapedial proyectado posteriormente (0), o el proceso supraestapedial se encuentra muy reducido/ausente (1). [Tchernov et al., 2000: C56-Lee y Scanlon, 2002: C74-Apesteguía y Zaher, 2006: C66]

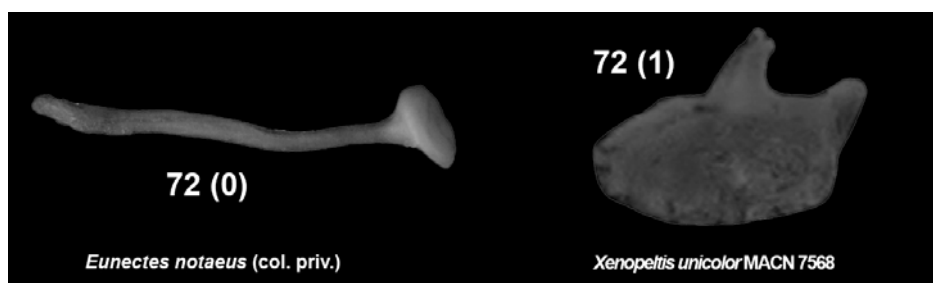




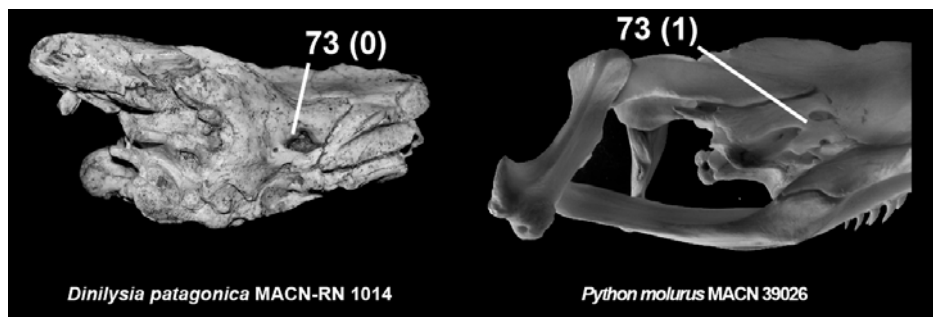
**70. El cuadrado es un hueso corto y robusto, de conformación rectangular (0), o es un elemento elongado y grácil (1).** [Lee y Scanlon, 2002: C76-Apesteguía y Zaher, 2006: C64]



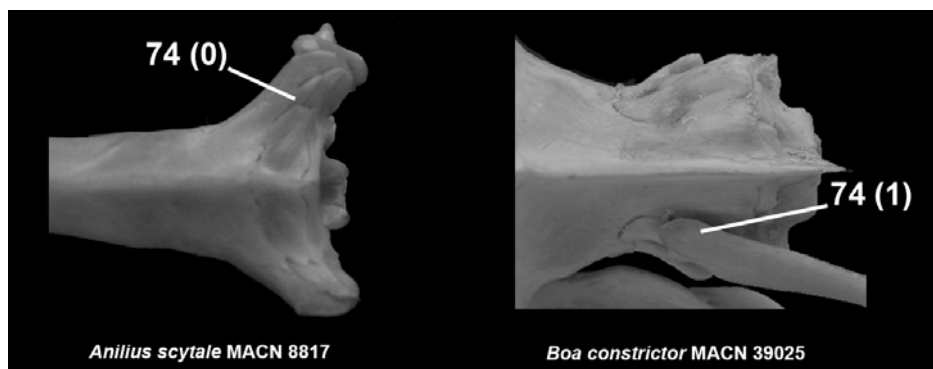
**71. Vara columelar delgada y más larga que el diámetro del pié columelar (0), o corta e igual/más corta que el diámetro del pié columelar (1).** [Tchernov et al., 2000: C61-Lee y Scanlon, 2002: C145-Apesteguía y Zaher, 2006: C69]



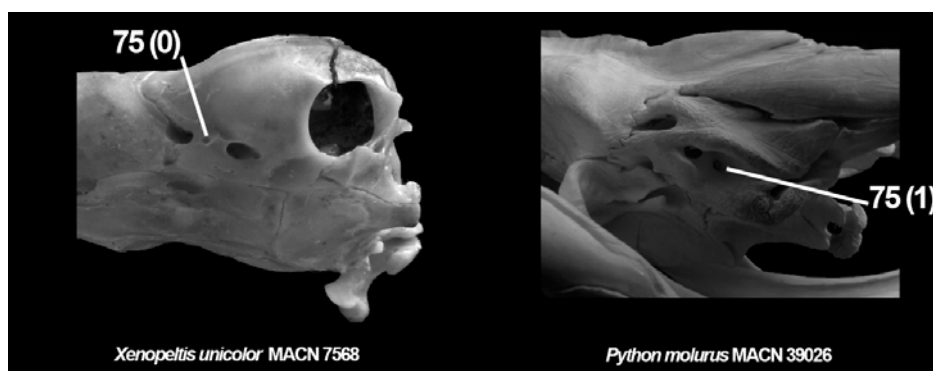
**72. Lateroesfenoides ausente (0), o presente (1).** [Cundall et al., 1993: C14-Tchernov et al., 2000: C65-Lee y Scanlon, 2002: C130-Rieppel et al., 2002: C28-Apesteguía y Zaher, 2006: C78]



**74. Prootico expuesto (en vista dorsal) medialmente al supratemporal o al proceso supratemporal del parietal (cuando el supratemporal está ausente) (0), o totalmente oculto por el supratemporal o el parietal en vista dorsal (1).** [Tchernov et al., 2000: C66-Lee y Scanlon, 2002: C136-Apesteguía y Zaher, 2006: C80]

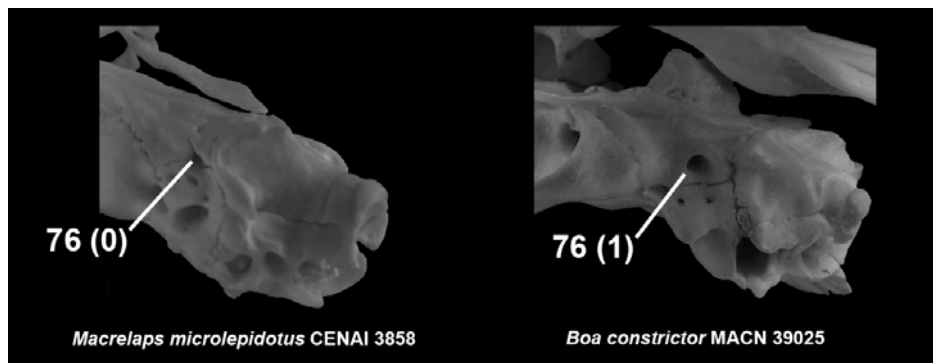


**75. La salida de la rama hiomandibular del nervio facial se encuentra localizada por fuera (0), o por dentro (1) de la abertura de la rama mandibular del nervio trigémino.** [Tchernov et al., 2000: C67-Lee y Scanlon, 2002: C133-Apesteguía y Zaher, 2006: C81]

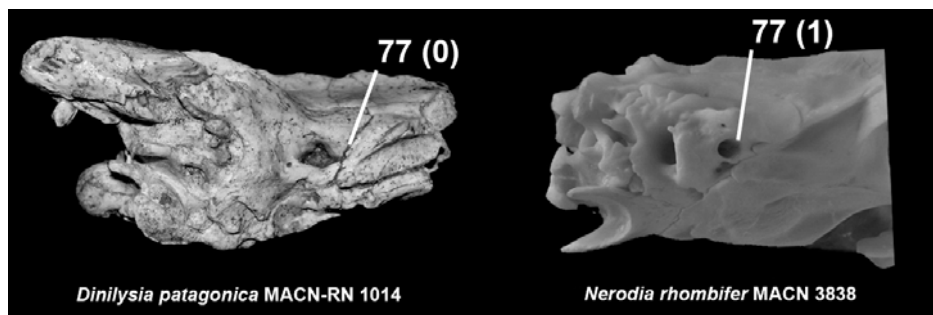


**76. La abertura posterior del canal Vidianio se encuentra en la sutura prootico-basiesfenoides (0), o dentro del parabasiesfenoides, bien por debajo de la sutura prootico-basiesfenoides (1). [Tchernov et al., 2000: C69-Lee y Scanlon, 2002: C123]**

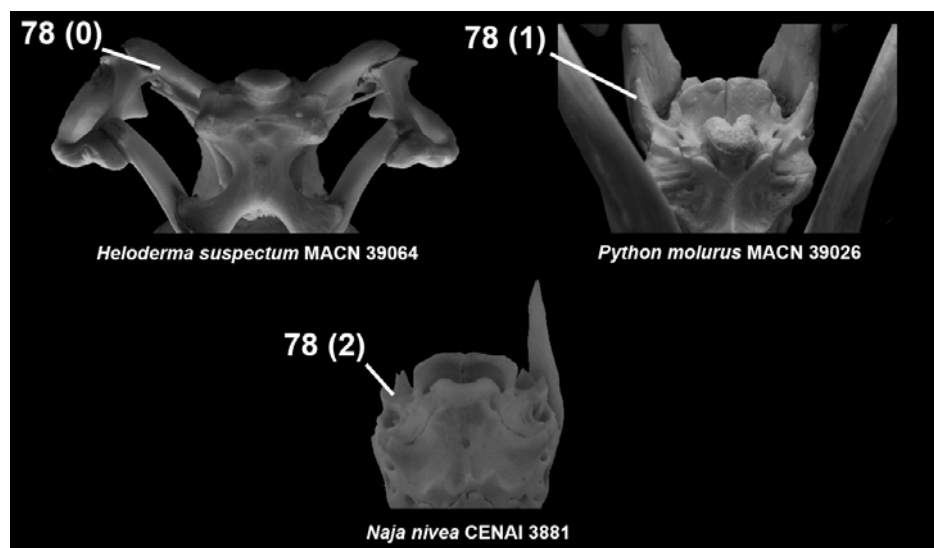
Lee y Scanlon (2002) proponen la utilización de sólo dos estados para este carácter, ya que el estado 1 de Tchernov et al. (2000) sólo se encuentra presente en uropéltidos. Aunque esta observación resultó ser aplicable sólo a algunos uropéltidos (Rieppel y Zaher, 2002), sigo el criterio de Lee y Scanlon (2002) ya que resulta ser filogenéticamente más informativo para mi análisis.



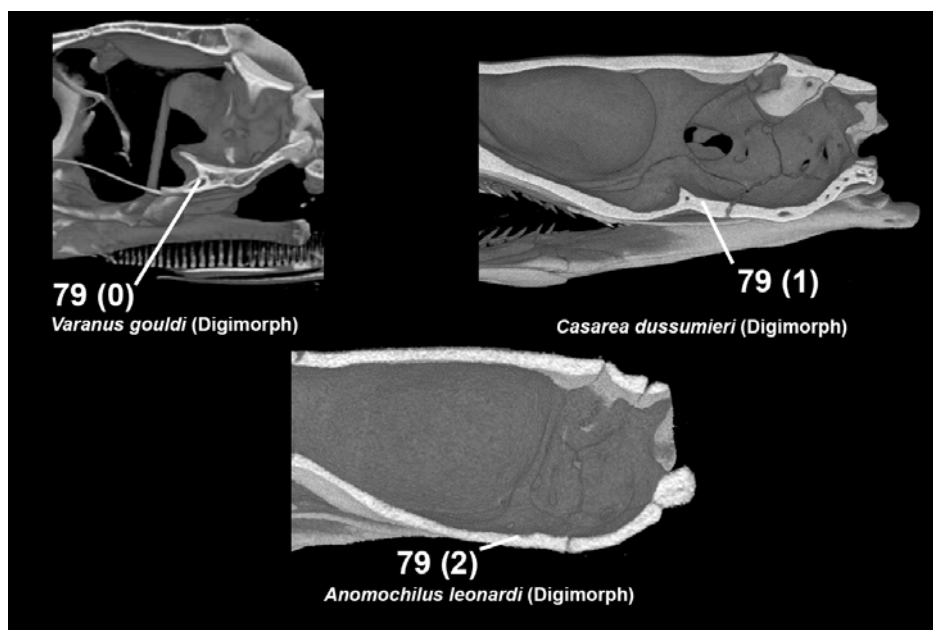
**77. El foramen de la rama maxilar del nervio trigémino se encuentra bordeado anteriormente por el parietal, o un proceso superficial dorsal y ventral del prootico se reúnen en el margen anterior del foramen (0), o el foramen se encuentra conformado enteramente por el prootico (i.e. la abertura pasa a través del prootico en dirección posteromedial, tal que la pared medial del foramen se puede observar en vista lateral) (1). [Tchernov et al., 2000: C70-Lee y Scanlon, 2002: C132]**



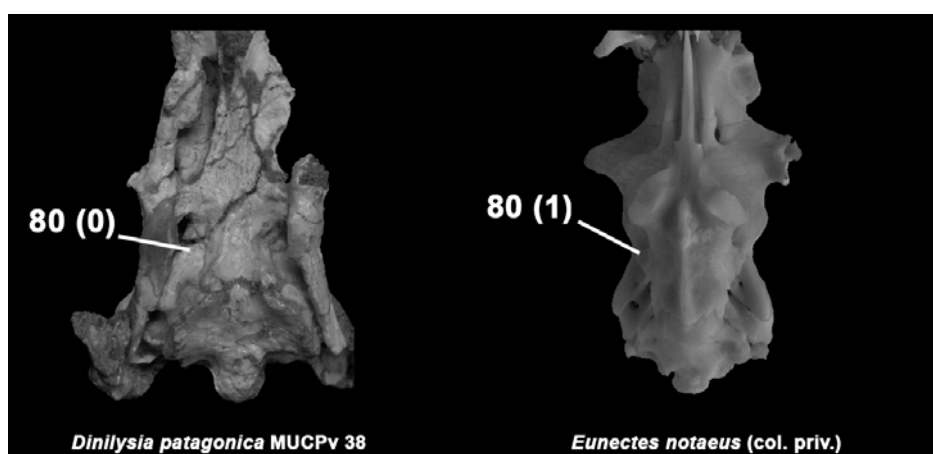
**78. El proceso paraoccipital del opistotico se encuentra presente y bien proyectado lateroposteriormente (0), o reducido a una proyección corta separado del exoccipital por una muesca bien marcada (1), o ausente (2).** [Tchernov et al., 2000: C73-Lee y Scanlon, 2002: C137-Rieppel et al., 2002: C33-Apesteguía y Zaher, 2006: C70]



**79. Sella turcica bordeada posteriormente por un dorsum sellae bien desarrollado (0), o el dorsum sellae es bajo aunque claramente diferenciable del resto de la superficie dorsal (cerebral) del parabasesfenoides (1), o el dorsum sellae no está desarrollado, estando la sella turcica bordeada anterior y posteriormente de manera subigual (2).** [Lee y Scanlon, 2002: C128-Rieppel et al., 2002: C20-Apesteguía y Zaher, 2006: C84]

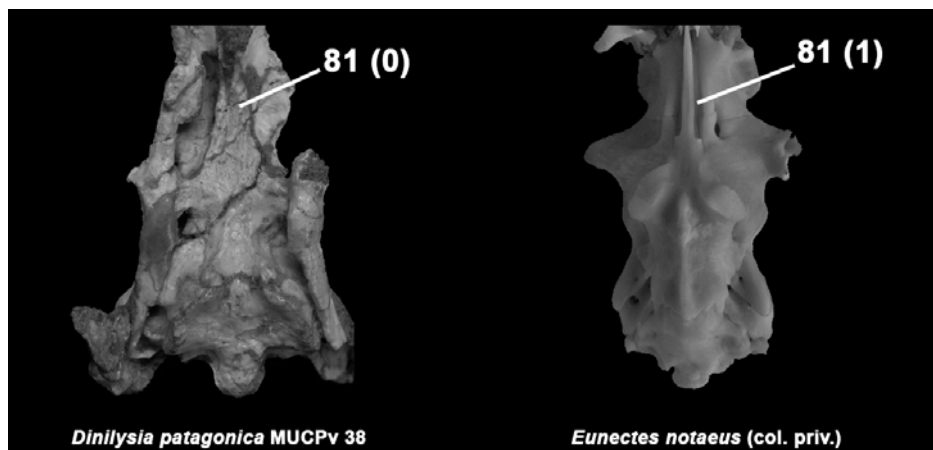


80. “Alas del parabasipterygoides” (sensu Mc Dowell, 1967) ausentes (0), o presentes (1). [Tchernov et al., 2000: C79-Lee y Scanlon, 2002: C119-Rieppel et al., 2002: C21-Apesteguía y Zaher, 2006: C85]



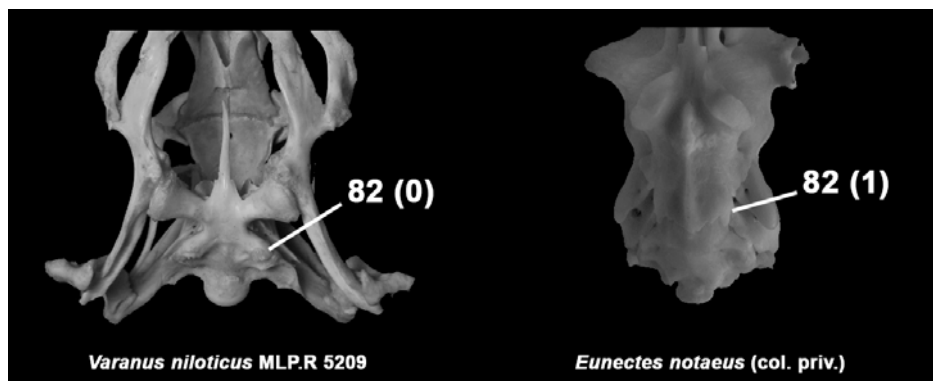
81. Rostrum del paraesfenoides sin cresta intercoanal (0), o con cresta intercoanal (1). [Cundall et al., 1993: C-17-Tchernov et al., 2000: C80-Lee y Scanlon, 2002: C115-Apesteguía y Zaher, 2006: C92]

Se siguió el criterio expresado por Lee y Scanlon (2002), el cual utiliza el término “cresta” en vez de “proceso”, y estableciendo dos estados para este carácter.



**82. Esquinas posterolaterales del parabasiesfenoides fuertemente proyectadas en dirección ventrolateral (0), o no proyectadas (1).**

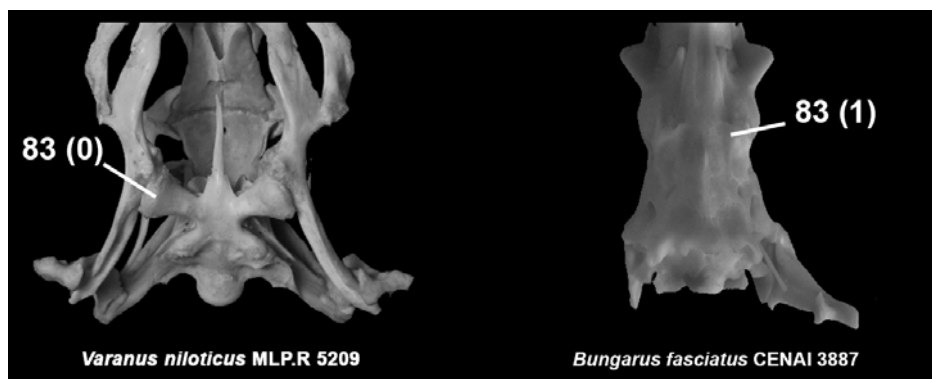
La parte posterior del complejo parabasiesfenoides en varanoideos posee un importante relieve, principalmente en su sector posterolateral, donde una cresta conspicua se proyecta en sentido posterolateral y algo ventral. Esta morfología también está presente en *Dinilysia*, mientras en las serpientes actuales el parabasiesfenoides no posee crestas en su sector posterolateral.



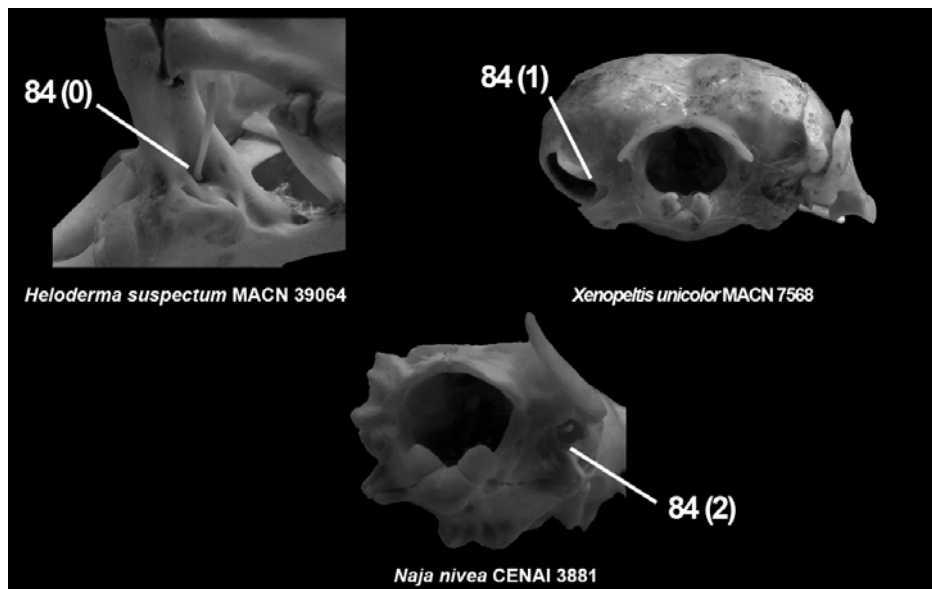
**83. Proceso basipterigoideo presente, formado por un pedicelo claramente proyectado y con una faceta de articulación distal o conformado por una cresta o montículo sin una faceta distal diferenciada (0), o el proceso basipterigoideo se encuentra ausente (1).**

[Tchernov et al., 2000: C82-Lee y Scanlon, 2002: C117-Rieppel et al., 2002: C24-Apesteguía y Zaher, 2006: C88].

Considero como válido el criterio utilizado por Rieppel et al. (2002), considerando como procesos basipterigoideos cualquier proyección ventrolateral del parabasiesfenoides.



**84. El receso yuxtaestapedial, definido por la crista circumfenestralis (crista prootica+crista interfenestralis+crista tuberalis) se encuentra ausente (0), o presente y abierto posteriormente(1), o presente y cerrado posteriormente (2).** [Tchernov et al., 2000: C74-Lee y Scanlon, 2002: C135-Rieppel et al., 2002: C34-Apesteguía y Zaher, 2006: C71]

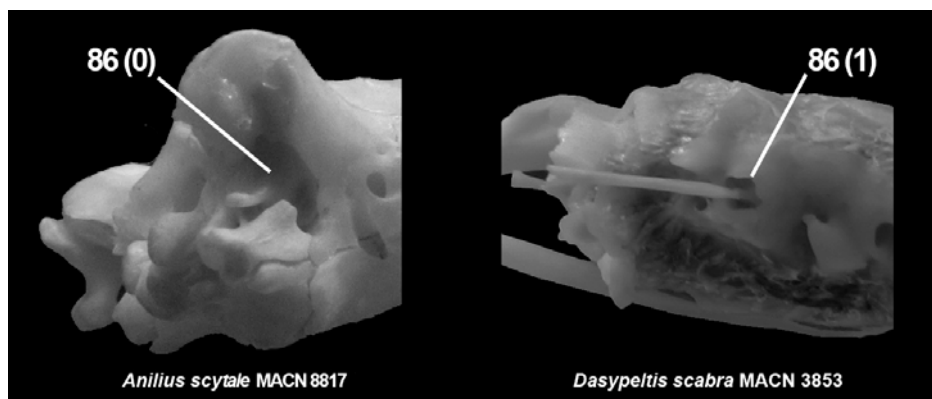


**85. Fenestra pseudorotunda ausente (0), o presente (1).** [Cundall et al., 1993: C15-Tchernov et al., 2000: C-75]

Para este carácter se toma como referencia el análisis anatómico efectuado por Rieppel (1979b) sobre el neurocráneo de las serpientes. En dicho

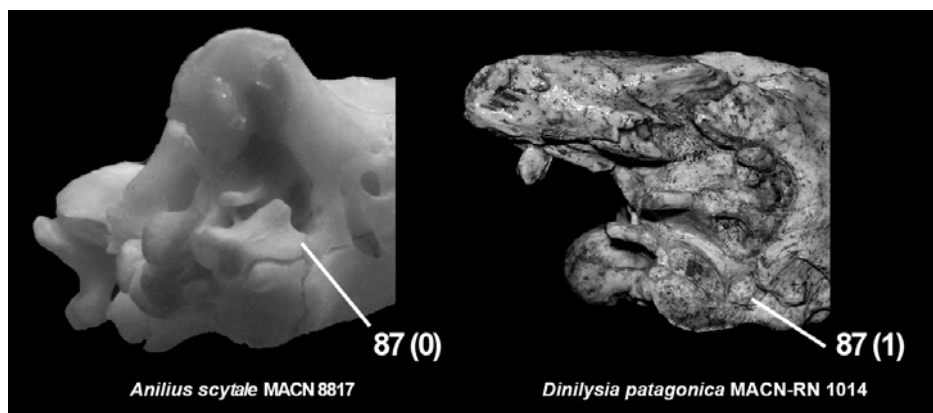
análisis, Rieppel (1979b: 415) establece que la fenestra pseudorotunda es una estructura presente en anilioideos. En estas serpientes, el foramen perilinfático se abre directamente en el receso yuxtaestapedial, cuya abertura lateral se denomina fenestra pseudorotunda. Esta condición se diferencia claramente del resto de las serpientes, donde el foramen perilinfático se abre dentro del recessus scalae tympani. Así, resulta evidente la diferencia entre esta estructura (potencialmente sinapomórfica de los Anilioidea) con la apertura lateralis recessus scalae tympani, esta última erróneamente nombrada como fenestra pseudorotunda por varios autores (e.g. Caldwell y Albino, 2002; Scanlon, 2005).

**86. Crista circumfenestralis rodea someramente al pié columelar (i.e. mayormente expuesto lateralmente) (0), o converge sobre el pié columelar, cubriéndolo en su mayor parte (1).** [Rieppel et al., 2002: C35-Apesteguía y Zaher, 2006: C72]

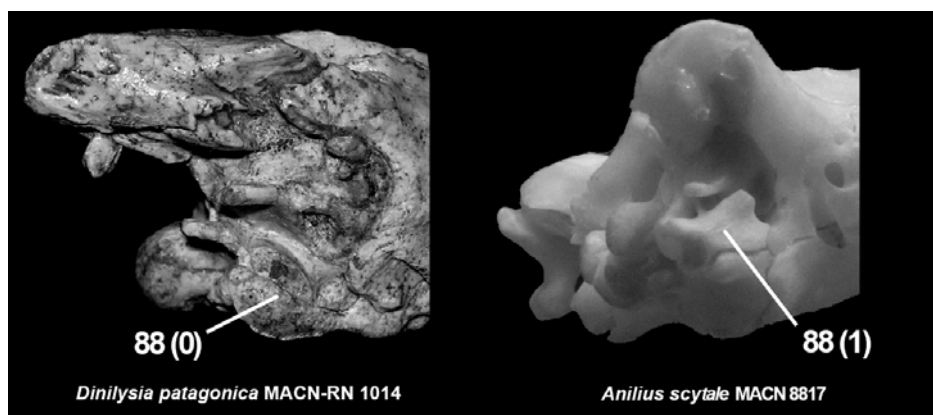


**87. Crista interfenestralis no forma un elemento discreto en el borde ventral de la crista circumfenestralis (0), o sí forma un elemento discreto en el borde ventral de la crista circumfenestralis (1).** [Rieppel et al., 2002: C36-Apesteguía y Zaher, 2006: C73]



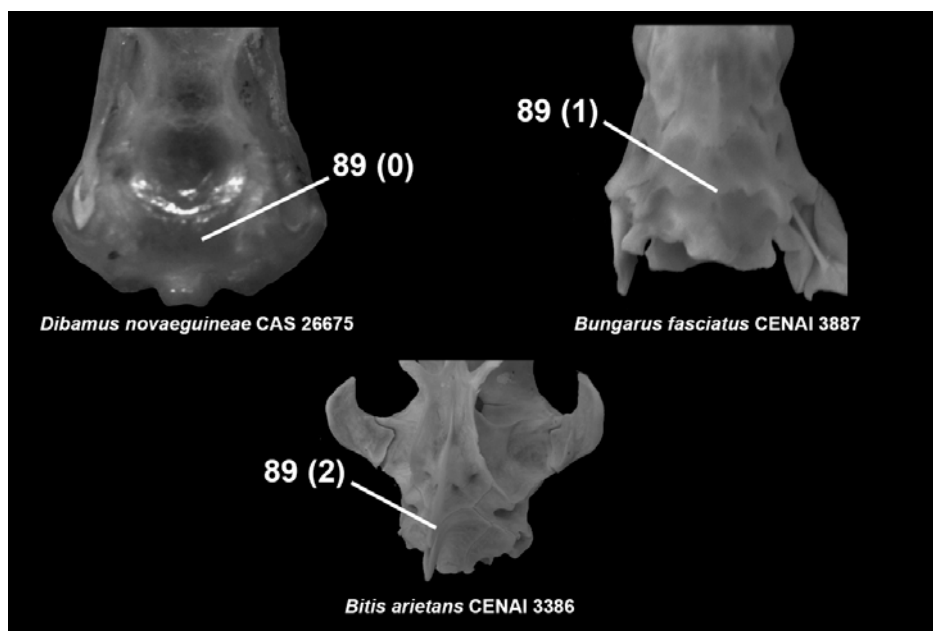


**88. El basioccipital participa en la formación del piso del recessus scalae tympani (0), o el otooccipital conforma todo el piso del recessus scalae tympani (1).** En varanoideos y *Dinilysia*, el otooccipital no se proyecta anterolateralmente por debajo del recessus scalae tympani, siendo el basioccipital el elemento que conforma el piso de esta cavidad. Sin embargo, en serpientes actuales el otooccipital se proyecta por debajo de esta cavidad hasta alcanzar el borde ventral de la crista circumfenestralis, excluyendo al basioccipital del piso del recessus scalae tympani.

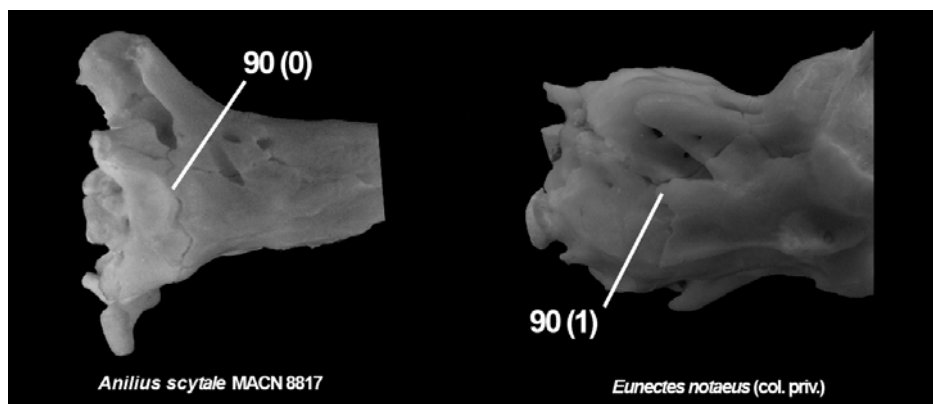


**89. La superficie ventral del basioccipital es lisa o con pequeñas depresiones para la inserción muscular (0), o esta área presenta un proceso posteroventralmente desarrollado y de base ancha, el cual puede exhibir uno o más extremos distales (1), o existe un proceso de base angosta y conformado por el basioccipital y el parabasiesfenoides (2).**

En la mayoría de las serpientes, el basioccipital carece de procesos para la inserción de musculatura hipoaxial en su superficie ventral, constando solamente con pequeñas depresiones y estrías para la inserción de esta musculatura. Sin embargo, en la mayoría de los colubroideos existe un importante procesos ventral del basioccipital, el cual puede estar constituido por un único proceso de gran tamaño y conformado por el basioccipital junto al parabasiesfenoides (Viperidae, *Homalopsis*) o por un proceso de base ancha con una o varios extremos distales (xenodontinos, elapidos, etc.).

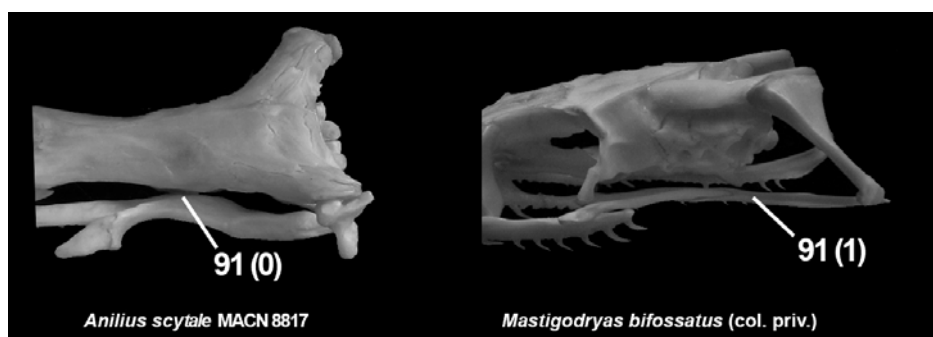


**90. El basioccipital se reúne con el parabasiesfenoides mediante una sutura localizada al nivel de la fenestra ovalis (0), o a nivel del foramen (o forámenes) trigémino (1). [Tchernov et al., 2000: C78-Lee y Scanlon, 2002: C121-Apesteguía y Zaher, 2006: C91]**



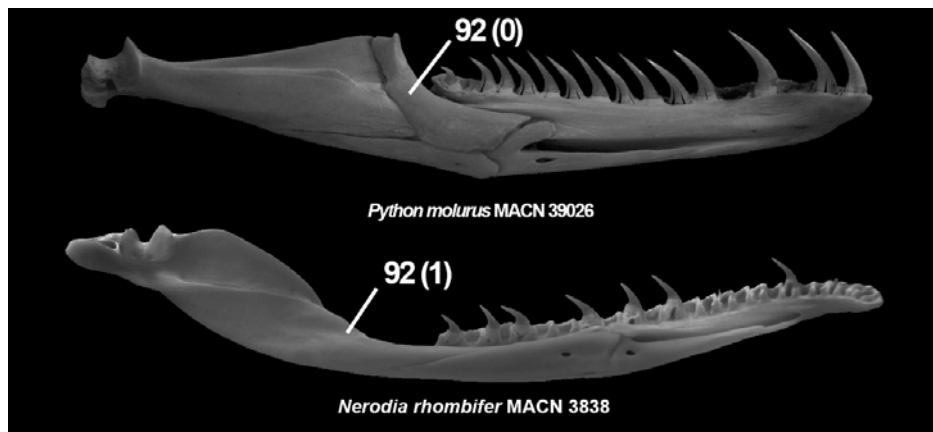
**91. Pterigoides unido al basicráneo a través de fuertes ligamentos en la articulación palatobasal (0), o el pterigoides se encuentra libre del basicráneo (en cráneos secos (i.e. soportado por músculos-cid) (1).**

[Tchernov et al., 2000: C83- Apesteguía y Zaher, 2006: C63]

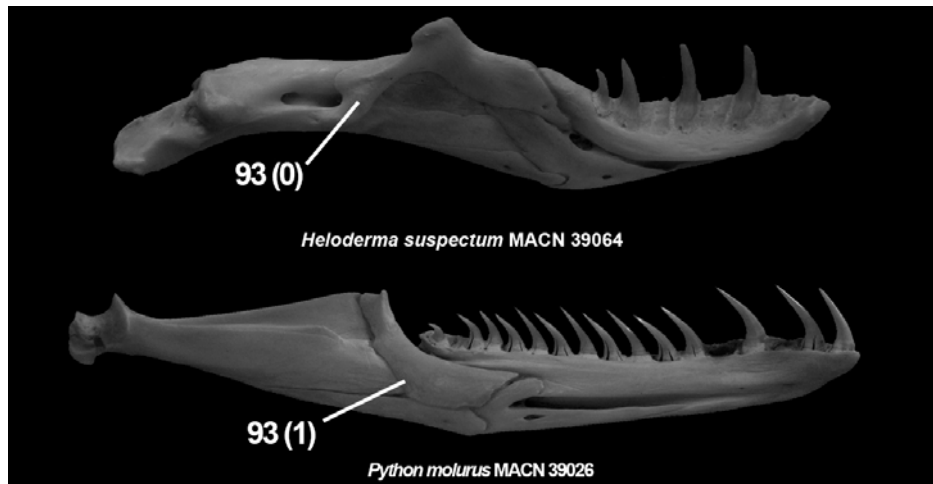


## CARACTERES OSTEOLOGICOS MANDIBULARES

**92. Hueso coronoides presente (0), o ausente (1).** [Tchernov et al., 2000: C84-Lee y Scanlon, 2002: C160-Apesteguía y Zaher, 2006: C97]



**93. El coronoides posee (0), o no posee (1) el proceso o expansión posteroventral.** [Tchernov et al., 2000: C85-Lee y Scanlon, 2002: C161-Apesteguía y Zaher, 2006: C98]

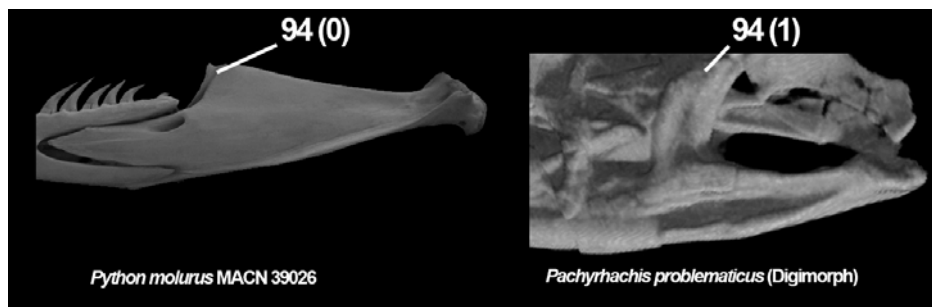


**94. Región dorsal del coronoides angosta anteroposteriormente, aplicada lateralmente sobre el proceso dorsal de la región surangular del hueso compuesto (0), o la región dorsal del coronoides es alta y se encuentra bien desarrollada anteroposteriormente, superando ampliamente el borde dorsal del proceso dorsal de la región surangular del hueso compuesto (1).**

Este carácter es una reformulación del carácter 164 de Lee y Scanlon (2002) y el carácter 99 de Apesteguía y Zaher (2006).

En las serpientes que poseen hueso coronoides, éste es una lámina angosta anteroposteriormente que se encuentra aplicada lateralmente al proceso coronoides del hueso compuesto, teniendo ambos una altura similar. En las serpientes marinas fósiles de Medio Oriente (*Pachyrhachis*, *Haasiophis* y *Eupodophis*) el hueso coronoides es mucho más alto, y sobresale notablemente del hueso compuesto al poseer un importante desarrollo dorsal, conformando el proceso coronoides mandibular. Esta última condición se encuentra presente en *Scolecophidia*, sin embargo la morfología del coronoides es muy diferente de la

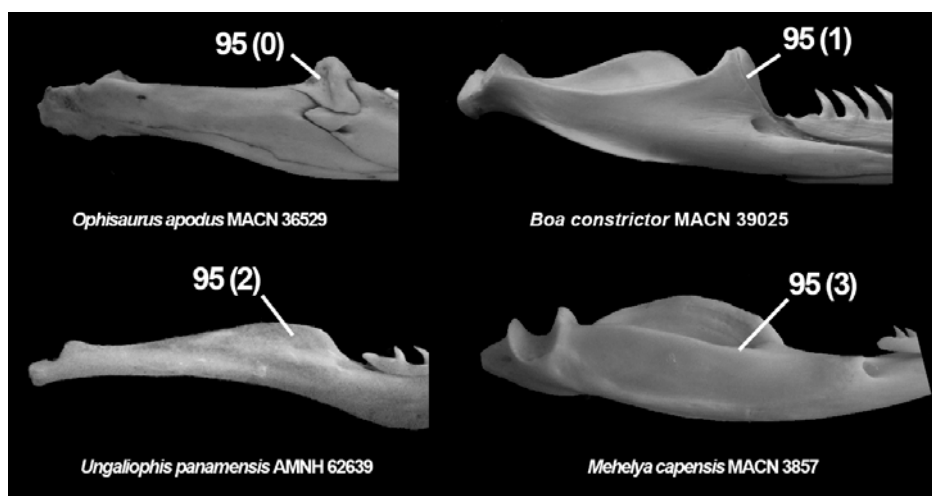
presente en las serpientes de Medio Oriente, siendo la proyección dorsal del coronoides notablemente delgada.



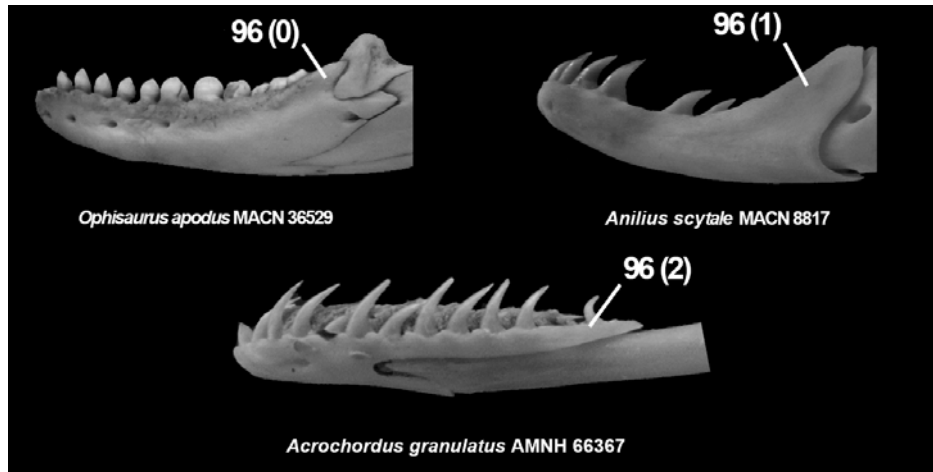
**95. Proceso coronoides formado por el hueso coronoides únicamente (0), o por el coronoides y el proceso dorsal de la región surangular del hueso compuesto (1), o por el proceso dorsal del hueso compuesto solamente (i.e. hueso coronoides ausente) (2), o sin el hueso coronoides ni el proceso dorsal de la región surangular del hueso compuesto (3).**

[Tchernov et al., 2000: C86-Lee y Scanlon, 2002: C164-Apesteguía y Zaher, 2006: C99]

Se ha reformulado el carácter propuesto por Apesteguía y Zaher (2006), agregando un nuevo estado que incluye a la mayoría de los Caenophidia. En estas serpientes derivadas la región surangular del hueso compuesto no posee ninguna expansión dorsal, siendo por lo general la región de la cresta prearticular la de mayor desarrollo dorsal.

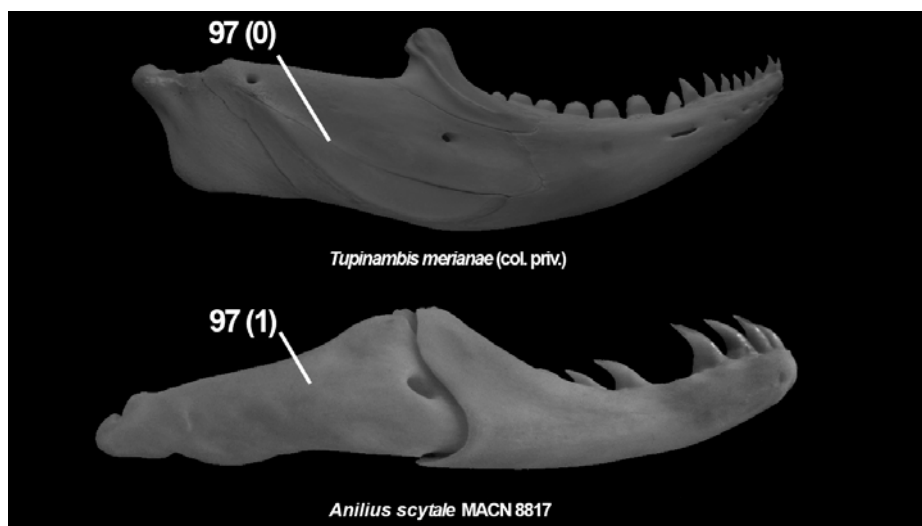


**96. Proceso dentígero del dentario ausente (0), o presente y corto (i.e. no supera en longitud al proceso posterior ventral del dentario) (1), o elongado caudalmente (i.e. supera en longitud al proceso posterior ventral del dentario) (2).** [Tchernov et al., 2000: C87-Lee y Scanlon, 2002: C150-Rieppel et al., 2002: C38-Apesteguía y Zaher, 2006: C93]



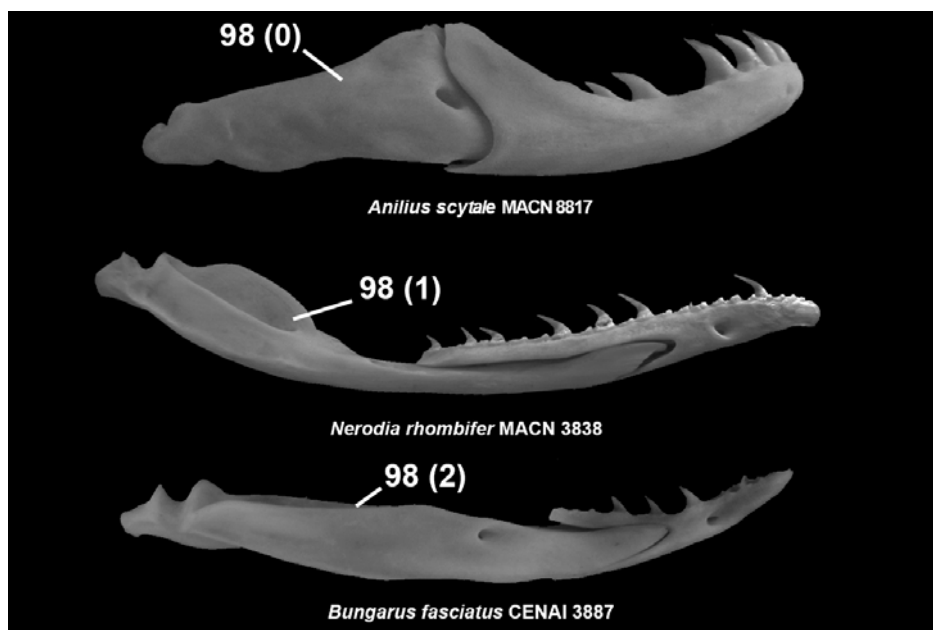
**97. El surangular, prearticular y articular permanecen como elementos discretos en la mandíbula (0), o se fusionan durante la ontogenia para conformar el hueso compuesto (1).** [Rieppel y Zaher, 2000]

En la mayoría de los escamados, los elementos postdentarios permanecen separados durante la ontogenia. Sin embargo, en dibámidos, anfisbaenidos y serpientes el prearticular, surangular y articular se fusionan para conformar un hueso mixto (condral y membranoso) durante el desarrollo embrionario y primeros estadios postembrionarios (Zangerl, 1944; Bellairs y Kamal, 1981; Greer, 1985; Rieppel, 1984b; Montero et al., 1999).



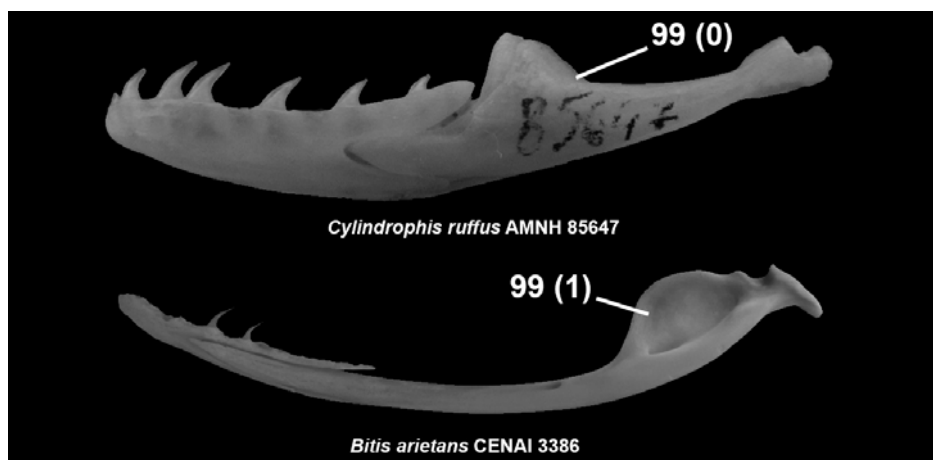
**98. Cresta prearticular pobremente desarrollada dorsalmente, no sobrepasando a la cresta surangular (0), o ésta se encuentra bien desarrollada, proyectada dorsalmente superando a la cresta surangular (1), o ambas crestas se encuentran poco desarrolladas y poseen la misma altura (2).** [Lee y Scanlon, 2002: C166-Apesteguía y Zaher, 2006: C94]

Se redefinió el carácter utilizando una nomenclatura menos confusa, haciendo hincapié en la estructura de las crestas sin involucrar a la fosa mandibular. También se agregó el estado (2), donde las crestas prearticular y surangular poseen un desarrollo escaso y subigual, condición presente en Elapidae.



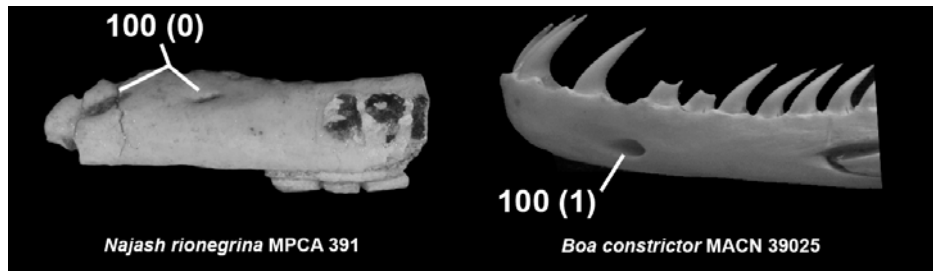
**99. Cresta surangular conspicua, delimitando a la fosa mandibular lateralmente (0), o ésta se encuentra fuertemente reducida/ausente, delimitando sólo anteriormente a la fosa mandibular (1).**

En la mayoría de las serpientes, la cresta surangular posee un importante desarrollo dorsal y anteroposterior, llegando a delimitar a la fosa mandibular desde el sector anterior hasta la cavidad glenoidea del articular. En viperidos, la cresta surangular se encuentra fuertemente reducida o ausente, delimitando vagamente a la fosa mandibular que poseen un muy pobre desarrollo restringido al sector más anterior.



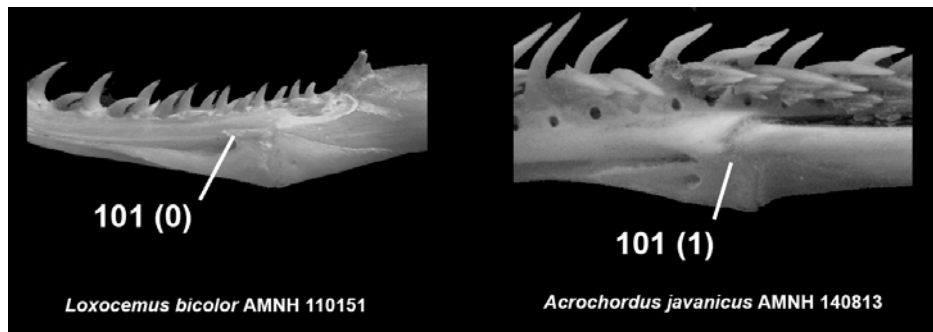


**100. El dentario posee dos o más forámenes mentonianos (0), o sólo uno de gran tamaño y alojado en el tercio anterior del mismo (1).** [Lee y Scanlon, 2002: C148- Apesteguía y Zaher, 2006: C95]



**101. Espina dorsal del esplenial presente (0), o ausente (1).** [Lee y Scanlon, 2002: C157]

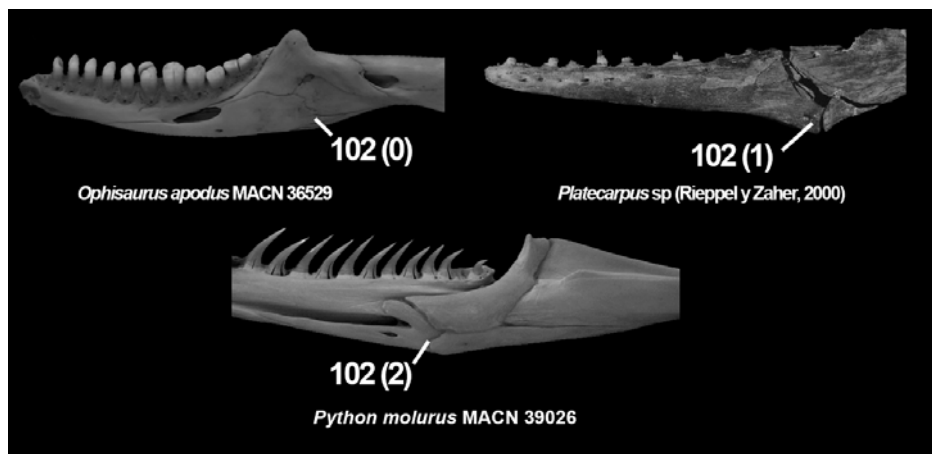
Se redujo el número de estados para este carácter propuesto por Lee y Scanlon (2002), ya que considero que el estado (1) “moderately notched” (esplenial con una muesca moderada dorsalmente) se encuentra dentro del rango de variación del estado plesiomórfico “deeply notched” (i.e. espina dorsal del esplenial presente).



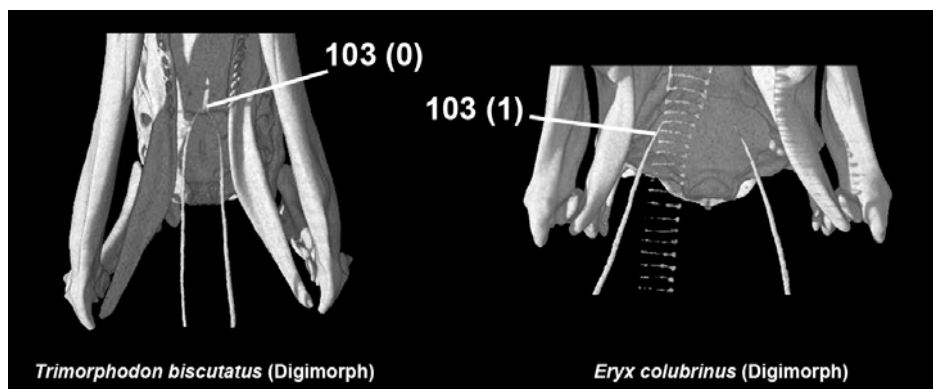
**102. El extremo posterior del esplenial (convexo) se contacta con el extremo anterior del angular (cóncavo) de manera yuxtapuesta, siendo ambos de naturaleza laminar (0), o el extremo posterior del esplenial (cóncavo) se articula con el extremo anterior del angular (convexo) se encuentran articulados, conformando el pivote para la articulación intramandibular (1), o el extremo posterior del esplenial (convexo) se articula con el extremo anterior del angular (cóncavo) se**

**encuentran articulados, conformando el pivote para la articulación intramandibular (2).**

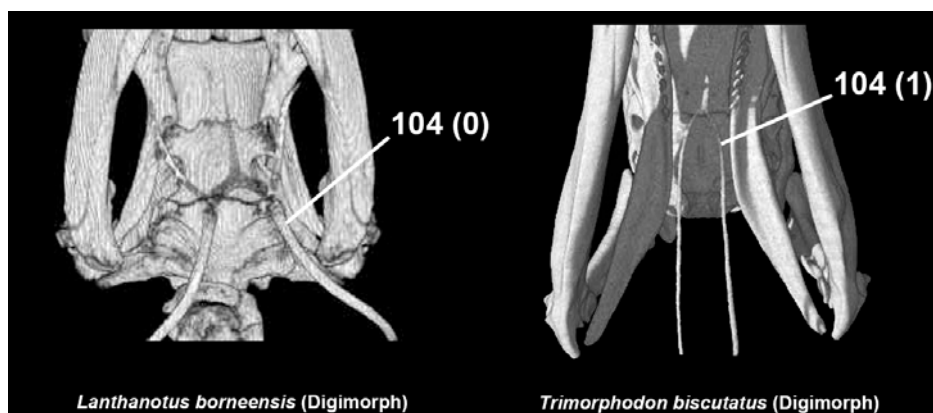
Este carácter se basa principalmente en el análisis anatómico efectuado por Rieppel y Zaher (2000) sobre la articulación intramandibular en Squamata. El estado plesiomórfico es la condición presente en la mayoría de los escamados actuales, en los cuales no existe un movimiento intramandibular, estando el esplenial sobrelapado con el angular. El estado apomórfico (1) se encuentra presente en mosasauroideos, en los cuales ambos huesos postdentarios se encuentran articulados, aunque la articulación en estos reptiles se establece a partir de un esplenial con su extremo posterior cóncavo que recibe al extremo anterior del angular, el cual es convexo. En *Dinilysia* y serpientes actuales, esta relación se invierte, además de que el dentario está en contacto dorsalmente con la porción surangular del hueso compuesto, mientras que en mosasauroideos esta relación del dentario se establece con el prearticular.



**103. Elemento medial (basihial) presente, uniendo a los cuernos hioideos (0), o ausente (1).** [Cundall et al., 1993: C36-Lee y Scanlon, 2002: C183]

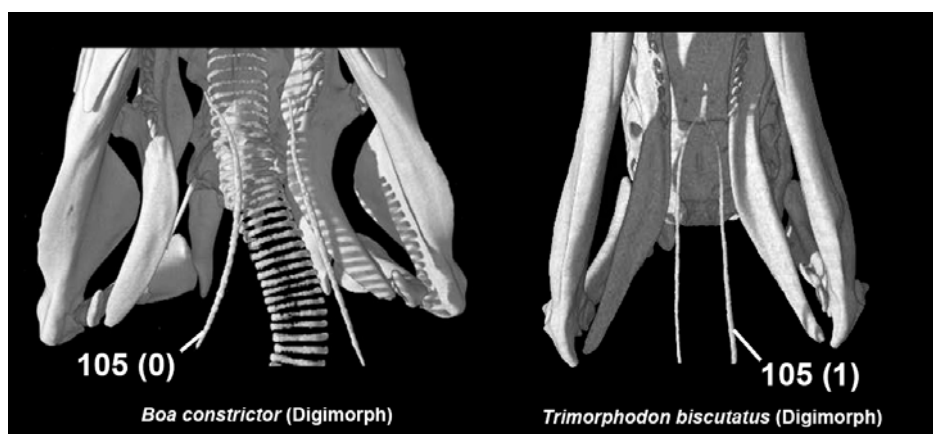


**104. Los elementos del primer arco branquial se encuentran presentes (0), o ausentes, siendo reemplazados por extensiones caudales del borde lateral del basihiel (1).** [Cundall et al., 1993: C37-Lee y Scanlon, 2002: C184]



**105. Cuernos hioideos divergentes posteriormente (0), o paralelos (1).** [Lee y Scanlon, 2002: C185]

Se suprimió el estado intermedio propuesto por Lee y Scanlon (2002).



## CARACTERES OSTEOLÓGICOS POSTCRANEANOS

**106. Número de vértebras presacras: menos de 120 (0), 120-160 (1), 160-200 (2), más de 200 (3).** [Lee y Scanlon, 2002: C186]

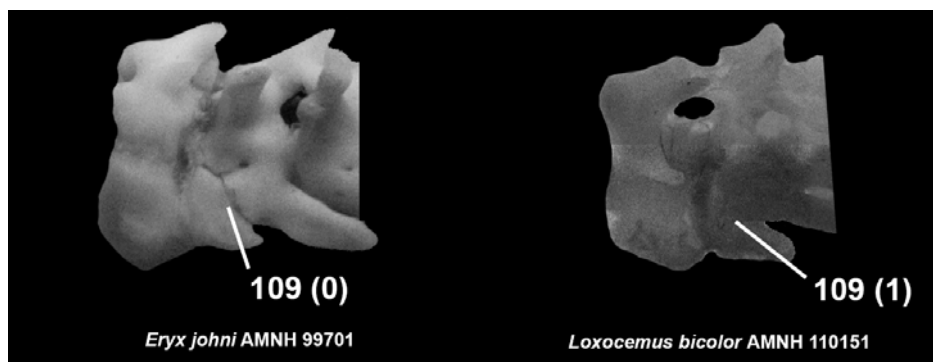
**107. La cola posee una longitud corta, usualmente formada por 20 vértebras o menos (0), o la cola es larga, usualmente con más de 20 vértebras (1).** [Lee y Scanlon, 2002: C187]

Se modificó la polaridad de este carácter propuesto por Lee y Scanlon (2002).

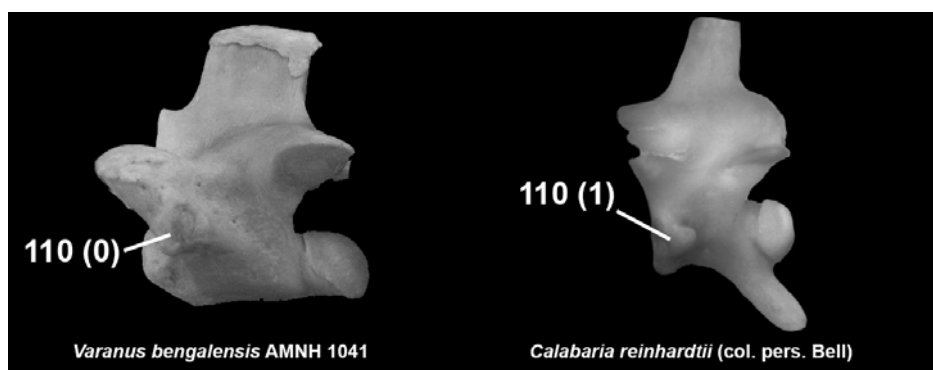
**108. Engrosamiento óseo en vértebras troncales medias ausente (0), o presente (1).** [Apesteguía y Zaher, 2006: C114]

Este carácter es una redefinición del carácter propuesto por Apesteguía y Zaher (2006). Tanto en varanoideos marinos extintos (e.g. *Carentonosaurus*) como en serpientes marinas fósiles (e.g. *Haasiophis*) existe un conspicuo engrosamiento general de las vértebras troncales. Este engrosamiento puede ser observado a nivel del centro vertebral, como así también en la región dónde la espina neural se contacta con el resto del arco neural. Dicho engrosamiento puede corresponder con paquiosteosclerosis (paquiostosis+osteoesclerosis), lo cual sólo puede corroborarse fehacientemente mediante estudios histológicos (ver Houssaye et al., 2008: 690). Por ello decido utilizar esta definición con una connotación macroscópica, haciendo hincapié en el engrosamiento general de la vértebra, visible principalmente en la región dónde la espina neural se contacta con el resto del arco neural.

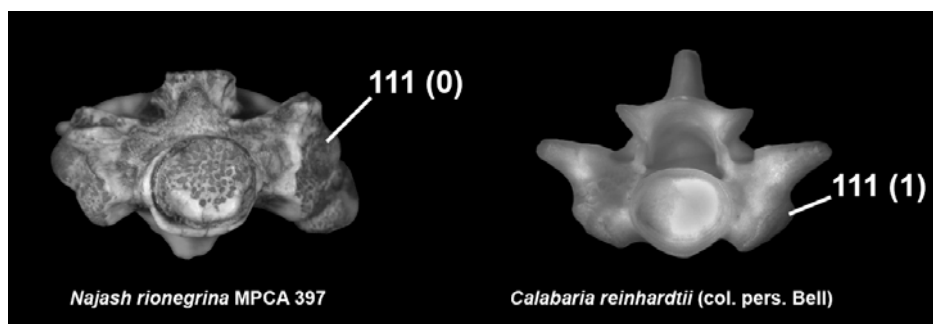
**109. Segundo intercentro (axis) no fusionado a la región anterior del pleurocentro del axis (0), o fusionado al pleurocentro del axis (1).** [Lee y Scanlon, 2002: C189- Apesteguía y Zaher, 2006: C105]



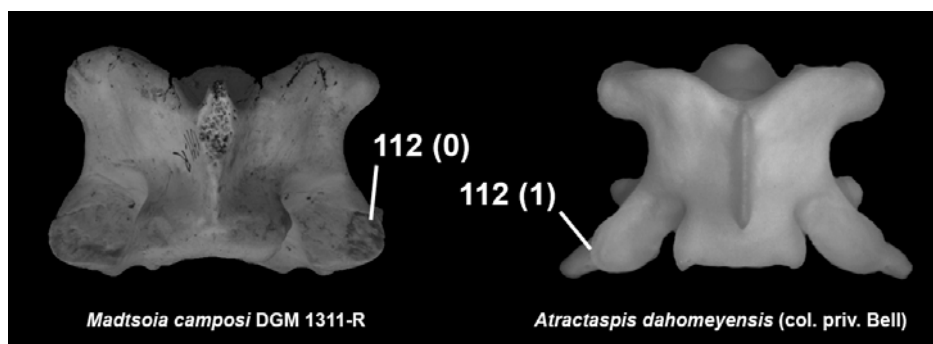
**110. Para-diapofisis confluentes (0), o separadas en una faceta dorsal y una faceta ventral bien diferenciadas (1).** [Rieppel et al., 2002: C43-Apesteguía y Zaher, 2006: C102]



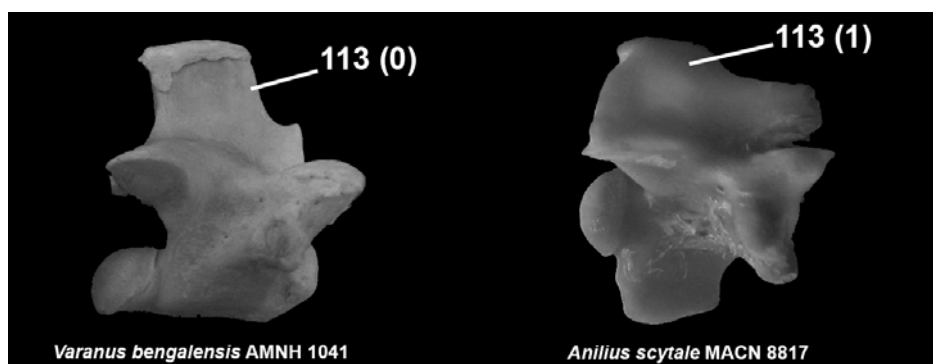
**111. Las sinapófisis se encuentran al mismo nivel o algo más proyectadas con respecto al borde lateral de las prezigapófisis (0), o en una posición claramente medial con respecto al borde lateral de las prezigapófisis (1).** [Apesteguía y Zaher, 2006: C113]



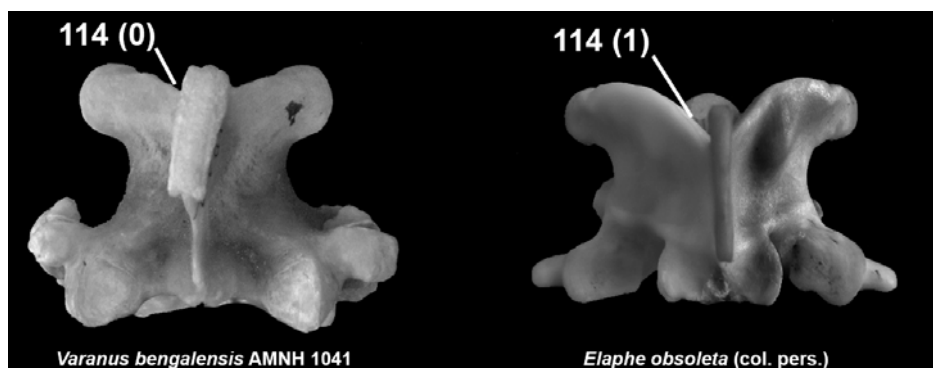
**112. Proceso prezigapofisiario ausente (0), o presente (1).** [Lee y Scanlon, 2002: C200-Rieppel et al., 2002: C44-Apesteguía y Zaher, 2006: C103]



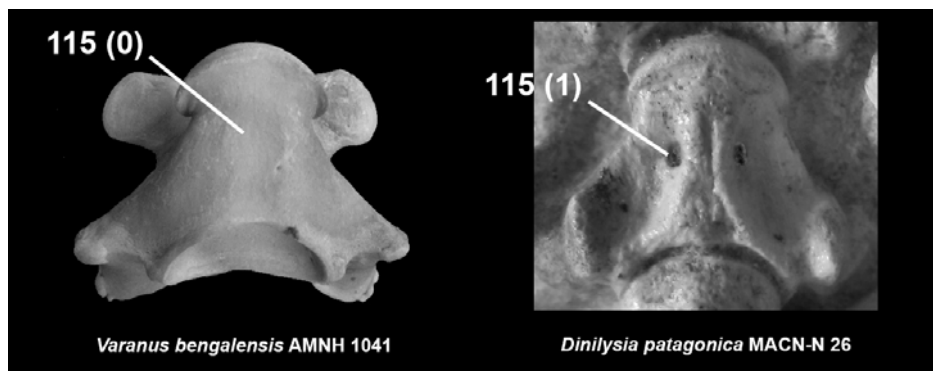
**113. Espina neural bien desarrollada (0), o escasamente desarrollada/ausente (1).** [Lee y Scanlon, 2002: C190-Apesteguía y Zaher, 2006: C106]



**114. El margen posterior del arco neural es levemente cóncavo en vista dorsal (0), o tiene forma de V en vista dorsal, permitiendo observar el centro vertebral (1).** [Lee y Scanlon, 2002: C191-Apesteguía y Zaher, 2006: C107]

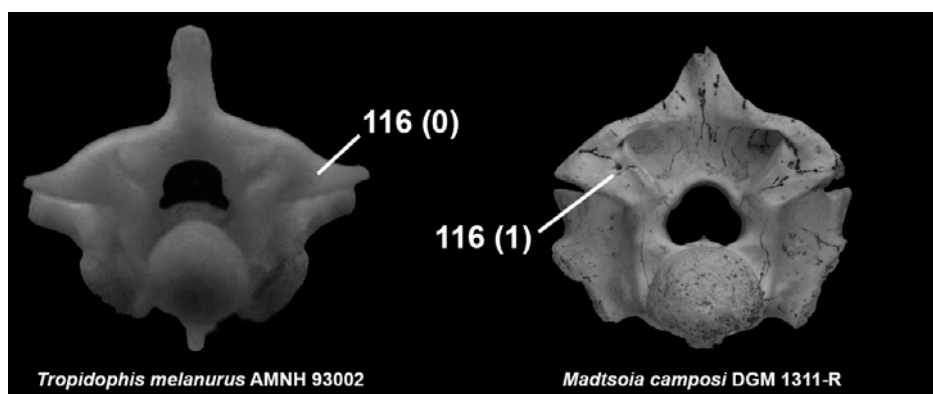


**115. Forámenes subcentrales ausentes (0), o presentes (1).** [Rieppel et al., 2002: C45-Apesteguía y Zaher, 2006: C104]

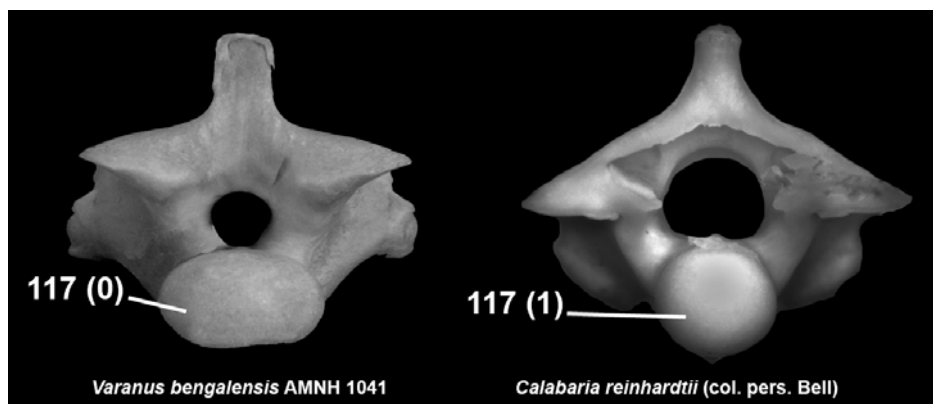


**116. Foramen parazigantal ausente (0), o presente (1).** [Lee y Scanlon, 2002: C198-Apesteguía y Zaher, 2006: C109]

Considero como foramen parazigantal a aquél que se encuentra entre el ziganthro y la faceta postzigapofisiaria, por lo general alojado en el centro de una depresión del arco neural, y correspondería con el estado (2) de Lee y Scanlon (2002).

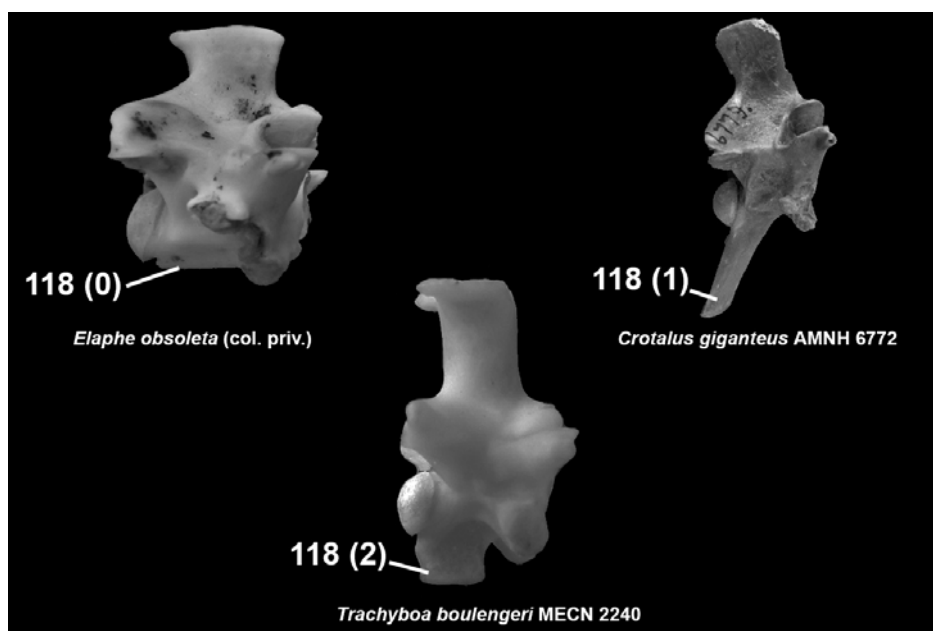


**117. Cóndilo de las vértebras troncales medias oval, con su diámetro vertical más reducido que el diámetro horizontal (0), o esférico, siendo ambos diámetros subiguales (1).** [Lee y Scanlon, 2002: C193-Apesteguía y Zaher, 2006: C108]



**118. Hipoapófisis en la región troncal media ausentes (0), presentes y con forma tubular (1), o presentes y con forma rectangular (2).**

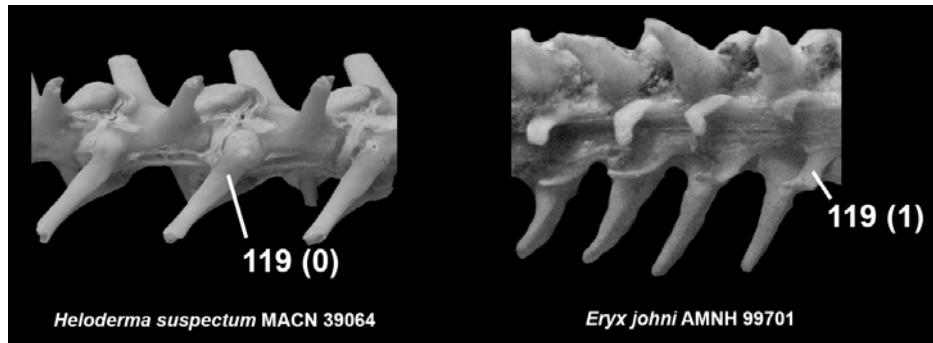
En la mayoría de las serpientes y saurios, la hipoapófisis está presente sólo en las vértebras troncales anteriores (cervicales en el caso de los lagartos), existiendo sólo una carena hemal en el resto de las vértebras presacras. En algunas serpientes (elapidos, viperinos) existen hipoapófisis a lo largo de toda la secuencia vertebral presacra (=precloacal), siendo éstas estructuras tubulares y de ápice agudo. Distinta a esta condición es la presente en tropidofidos, en los cuales las hipoapófisis se encuentran presentes a lo largo de la secuencia vertebral precloacal, aunque éstas son de forma rectangular.





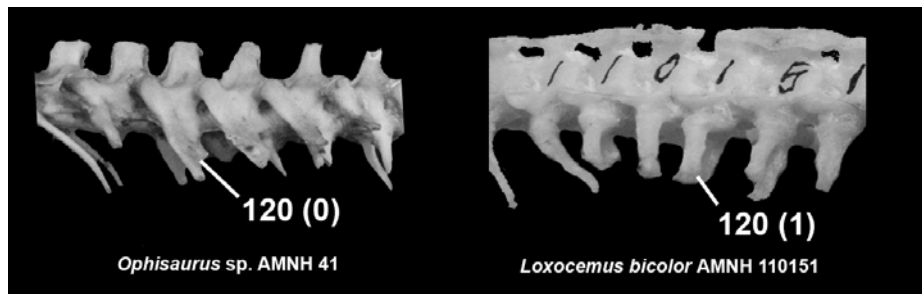
**119. Hemapofisis ausentes (0), o presentes (1).** [Lee y Scanlon, 2002: C204-Rieppel et al., 2002: C42-Apesteguía y Zaher, 2006: C101]

Considero como hemapófisis a cualquier proceso posteroventral del centro vertebral de las vértebras caudales, las cuales suelen ser pares y de naturaleza laminar en la mayoría de las serpientes.

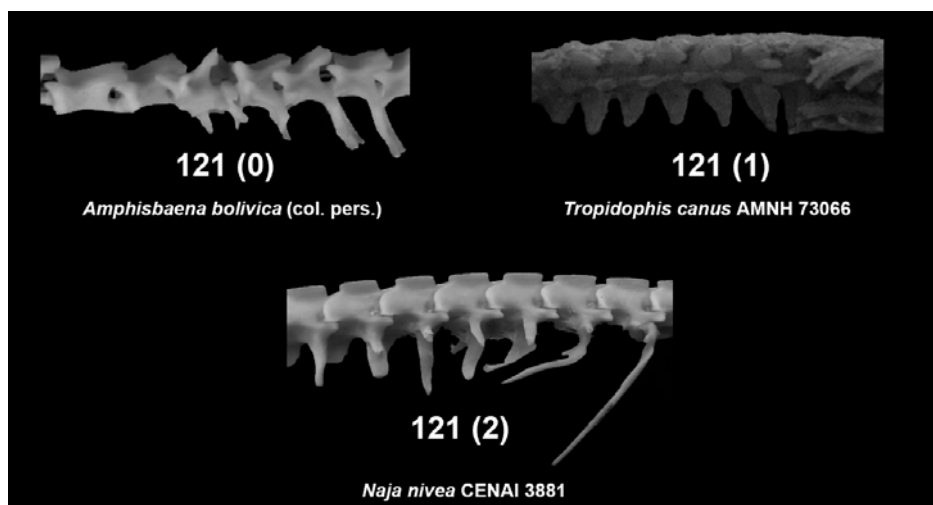


**120. Linfoapófisis ausentes (0), o presentes (1).** [Scanlon y Lee, 2002: C203-Apesteguía y Zaher, 2006: C110]

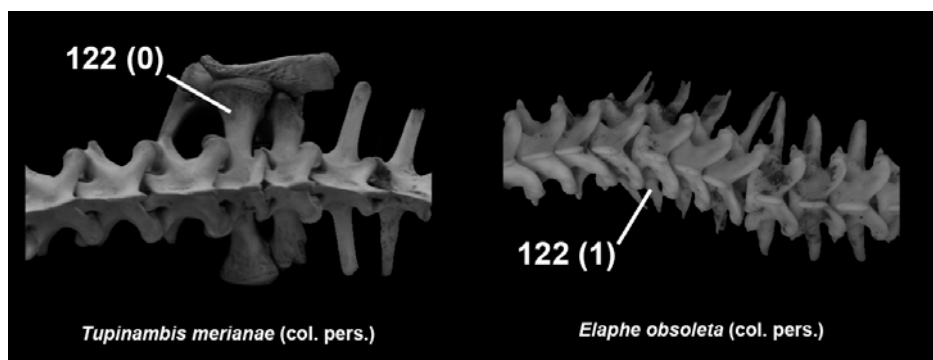
Considero linfoapófisis al proceso bifurcado y lateroventralmente proyectado, el cual se encuentra fusionado al centro vertebral de las vértebras cloacales. En algunas serpientes derivadas suelen aparecer costillas bifurcadas previo a las vértebras cloacales, pero al estar articuladas al centro vertebral no las considero como linfoapófisis.



**121. Número de linfoapófisis, tres o menos (0), tres linfoapófisis y una costilla bifurcada (1), o más de tres linfoapófisis y una costilla bifurcada (2).** [Lee y Scanlon, 2002: C203-Apesteguía y Zaher, 2006: C111]

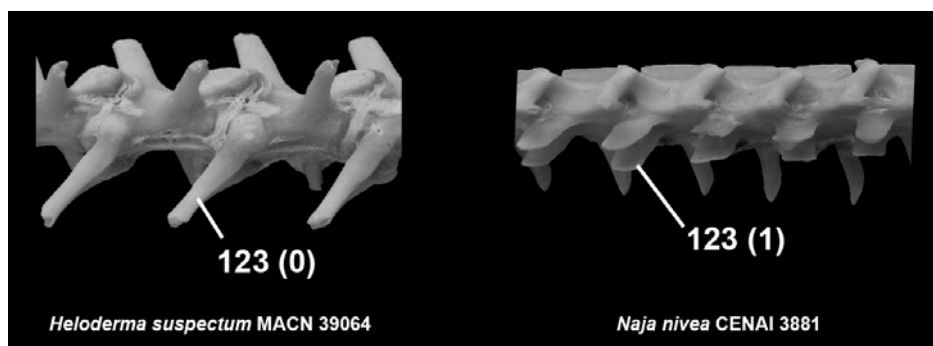


**122. Vértebras sacras presentes (0), o ausentes (1).** [Apesteguía y Zaher, 2006: C112]



**123. Arcos hemales presentes (0), o ausentes (1).** [Rieppel et al., 2002: C41-Apesteguía y Zaher, 2006: C100]

Sólo en *Wonambi* y *Eupodophis* se han reconocido arcos hemales, aunque en *Wonambi* este registro parece corresponder a una mezcla de materiales en el yacimiento (ver Rieppel et al., 2002), y en *Eupodophis* estas estructuras podrían representar neoformaciones no homólogas con los arcos hemales presentes en lagartos (ver Rieppel y Head, 2004).

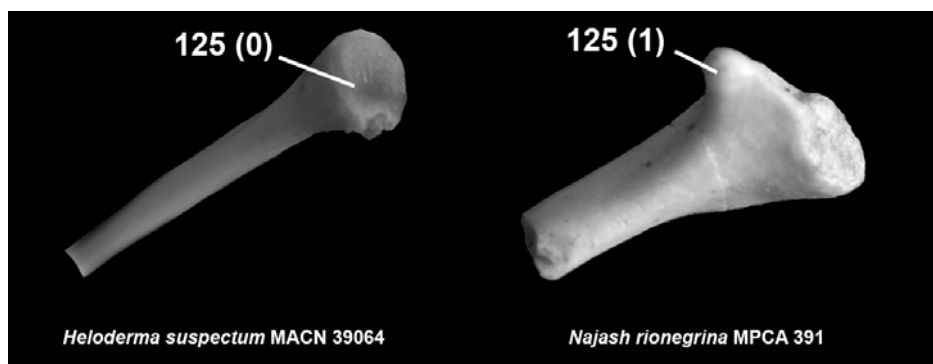


**124. Cartílago costal en forma ahusada, continuando la morfología de la costilla (0), o el cartílago costal posee forma ovoidal (1).**

Este carácter se basa principalmente en las observaciones anatómicas publicadas por Hardaway y Williams (1976) y Persky et al. (1976). En serpientes (excepto colubroideos) los cartílagos costales (calcificados o no) representan una continuación de la forma de varilla de las costillas, finalizando en un extremo agudo. Sin embargo, en colubroideos aparece una estructura ovoidal rematando el extremo distal de las costillas, estructura que se forma a partir de la expansión lateral y dorsal del cartílago costal.

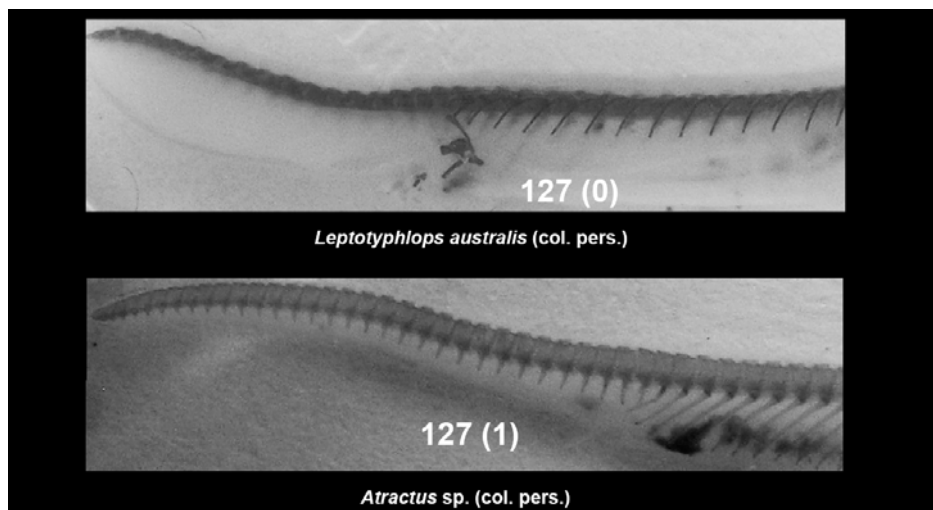
**125. Proceso tuberculiforme de las costillas ausente (0), o presente (1).**

[Lee y Scanlon, 2002: C207]

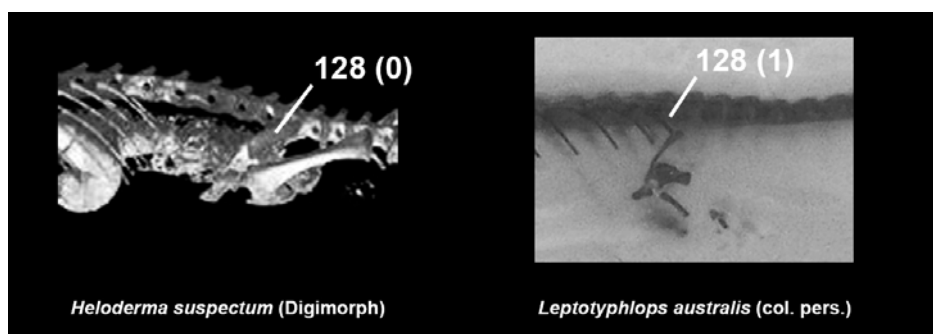


**126. Trocanter externus femoral presente (0), o ausente (1).** [Apesteguía y Zaher, 2006: C115]

**127. Elementos pélvicos presentes (0), o ausentes (1).** [Cundall et al., 1993: C38-Apesteguía y Zaher, 2006: C119]



**128. Pelvis en posición externa a las costillas sacras-cloacales (0), o interna a las costillas sacras-cloacales (1).** [Apesteguía y Zaher, 2006: C116]



### ***Caracteres moleculares***

La combinación de diferentes tipos de caracteres resulta ser filosóficamente recomendable en un análisis filogenético, ya que mientras más evidencia de distintas fuentes se agregue, las homoplasias (“ruido”) serán superadas por las sinapomorfias (“señal”) (Kluge, 1989). De esta manera, para este análisis filogenético se adisionarán caracteres moleculares a los caracteres morfológicos descritos anteriormente, situación propiciada por la alta cantidad de taxones terminales actuales que serán utilizados, contribuyendo de esta manera con la resolución general de las hipótesis a obtener. Como ya fuera

enunciado en la introducción de este capítulo, existe solo un análisis filogenético para el clado Serpentes basado en caracteres morfológicos y moleculares (Lee et al., 2007); de esta manera, el análisis filogenético que a continuación se efectuará permitirá poner a prueba por primera vez las hipótesis obtenidas por estos autores.

Para el análisis filogenético se han escogido secuencias génicas disponibles en el GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/Genbank/>). Se utilizaron 9 genes, tanto mitocondriales como así también genes nucleares, los cuales al estar en diferentes cromosomas poseen historias génicas diferentes, lo cual es altamente recomendable (ver Slowinsky y Pages, 1999; Slowinsky y Lawson, 2002).

#### Genes utilizados en el análisis filogenético

Genes mitocondriales	Genes nucleares
<ul style="list-style-type: none"> <li>• Unidad ribosomal menor (12s)</li> <li>• Unidad ribosomal mayor (16s)</li> <li>• Citocromo B (cytb)</li> <li>• Subunidad 4 de la nicotin adenina dinucleótido reductasa (NADH4)</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Factor de maduración del oocito (cmos)</li> <li>• Factor neurotrófico derivado del cerebro (BDNF)</li> <li>• Neurotrofina (NTF3)</li> <li>• Pinina (PNN)</li> <li>• Beta-factor de crecimiento nervioso (NGFB)</li> </ul>

#### 6.2.4 Matriz de datos

La matriz completa se encuentra en el Apéndice 1. En los casos donde el estado del carácter es desconocido o lógicamente inconsistente (e.g. el estado del proceso colgante del supratemporal en especies que carecen de dicho hueso) los caracteres fueron codificados como “?”. De la misma manera, en las secuencias génicas de los alineamientos donde existen interrupciones (gaps) éstas fueron tratadas como entradas faltantes y codificadas como “?”.

La matriz obtenida posee 4059 caracteres en total (entre osteológicos y moleculares, ver Tabla X). Debido a la utilización de numerosos taxones fósiles, esta matriz exhibe una gran cantidad de entradas faltantes (aproximadamente 48 %), en su mayoría resultado de la incompletitud de los ejemplares

disponibles, además de la ausencia de secuencias génicas de estos taxones. Esta situación se extiende también a algunos taxones actuales, de los cuales no se ha podido analizar ejemplares completos y/o la bibliografía acerca de su anatomía resulta escasa o inexistente, como así también de la falta de secuencias disponibles en el GenBank de estos taxones.

#### **Número de caracteres aportado por cada fuente de información**

	Morfol.	12s	16s	NADH4	cytb	cmos	BDNF	NTF3	PNN	NGFB
Nº de caracteres	128	309	377	230	264	208	654	471	921	497

Numerosos autores (e.g. Platnick et al., 1991; Kearney y Clark, 2003) han sugerido una directa relación entre la cantidad de entradas faltantes y el número de árboles resultantes. Para tratar de conocer este efecto en los análisis realizados en esta tesis, fueron realizadas corridas adicionales desactivando los taxones con mayor número de entradas faltantes.

#### **6.2.5 Metodología cladística**

Para efectuar el análisis filogenético se utilizó el programa TNT (Goloboff et al. 2003), el cual fue utilizado en un ordenador MacBook 4.1 con un procesador Intel Core 2 Duo de 2,4 GHz. Se realizaron búsquedas heurísticas bajo el criterio de máxima parsimonia con 1000 secuencias de adición al azar, usando “random seed” 1, el algoritmo TBR (“Tree Bisection Reconnection”) y guardando hasta 10 árboles por replica. Este algoritmo, el cual resulta más riguroso con respecto a otros usualmente utilizados (e.g. SPR), divide al árbol obtenido en dos partes para luego reconectar los dos subárboles en todas las posibles ramas existentes, guardando cada árbol más óptimo e iniciando otra ronda de TBR. A partir de los árboles más parsimoniosos encontrados se realizó otra búsqueda utilizando nuevamente el algoritmo TBR, guardando todos los árboles más cortos encontrados. Con estos árboles se realizaron búsquedas más intensivas presentes en el programa TNT (Sectorial Search y Tree Fusing,

Goloboff et al., 2003) para testear la robustez de las hipótesis obtenidas. La regla de colapsado de ramas utilizada fue largo mínimo = 0 (véase Coddington y Scharff, 1994). Una vez obtenidos los árboles más parsimoniosos, se obtuvieron árboles de consenso estricto, escogiéndose así las topologías con información no ambigua (Bremer, 1990). Los enraizamientos se realizaron utilizando a *†Mosasaurus hoffmanni* (Mosasauria), *Lanthanotus borneensis* (Varanoidea), *Amphisbaena alba* (Amphisbaenia) y *Dibamus novaeguineae* (Dibamidae). Los alineamientos se realizaron con el programa ClustalX 2.0 (Larkin et al., 2007), utilizando el esquema de costos que el programa utiliza por omisión. Tanto para la edición de las secuencias génicas como así también la revisión de los alineamientos *a posteriori* fue utilizado el programa Bioedit 7.0.9.

Se realizaron seis análisis diferentes, combinando las tres diferentes particiones de caracteres:

- caracteres morfológicos únicamente
- caracteres moleculares (mitocondriales y nucleares)
- caracteres morfológicos más caracteres moleculares mitocondriales
- caracteres morfológicos más caracteres moleculares nucleares
- caracteres morfológicos más caracteres moleculares mitocondriales y nucleares, excluyendo a los taxones fósiles
- caracteres morfológicos más caracteres moleculares mitocondriales y nucleares, incluyendo a todos los taxones fósiles

De esta manera, se pudo obtener y analizar la señal filogenética que posee cada partición de datos, como así también la señal producida por la utilización de la información combinada. En todos los casos, los análisis se realizaron utilizando a los caracteres multiestado como no ordenados (no aditivos) y con pesos iguales.

Para conocer la robustez de los agrupamientos hallados en cada análisis (i.e. soporte de ramas), se utilizaron dos tipos diferentes metodologías. Como primera medida se calculó el soporte de Bremer, el cual indica la cantidad de

pasos extra para que un nodo determinado colapse. Para ello se guardaron todos los árboles subóptimos hasta 10 pasos en memoria. Por otro lado, se calculó el soporte Bootstrap (Felsenstein, 1985; ver Goloboff et al., 2003), el cual realiza una perturbación de la matriz de datos, indicando en porcentaje la cantidad de topologías existentes que recuperan un nodo a partir de la perturbación de la matriz original. Se utilizaron 1000 pseudoreplicas para evaluar dicho índice.

### **6.3 Resultados**

En general, todos los cladogramas recuperados muestran una muy buena resolución, evidenciada por una baja cantidad de politomías y buenos valores de soporte en los nodos basales (>50 % en el caso del Bootstrap, mayor a 1 en el caso del soporte de Bremer).

Vale remarcar que la incorporación de caracteres moleculares como así también de los taxones fósiles (tanto los previamente considerados en otros análisis como así también los incorporados por esta tesis) aumentó en gran medida la resolución general de los cladogramas obtenidos, generando una mejor resolución de los nodos terminales.

Otra de las características generales de los análisis efectuados fue que la posición filogenética de los taxones fósiles objeto de esta tesis no se ha visto modificada por la utilización de las distintas particiones de datos utilizadas, indicando que dicha posición resulta estable.

#### **Análisis basado en caracteres morfológicos (M)**

Este análisis dio como resultado 1612 árboles más parsimoniosos con una longitud de 370 pasos. Los soportes de ramas se encuentran indicados sobre el árbol de consenso estricto de la Figura 92.

En aspectos generales, este árbol posee una muy buena resolución en los nodos basales, aunque en los nodos terminales puede observarse un grado



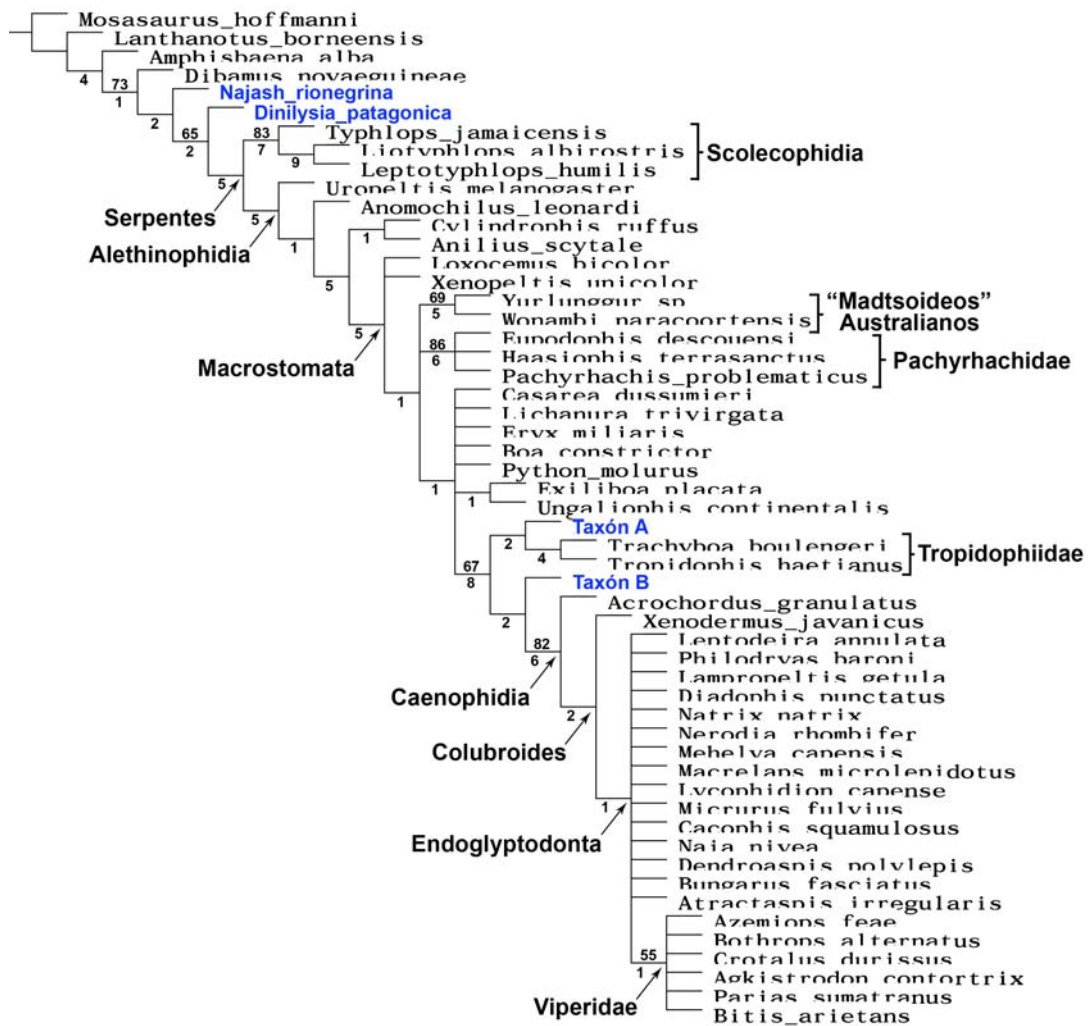


Figura 92. Árbol de consenso estricto obtenido a partir de 1612 árboles más parsimoniosos (longitud = 370 pasos), utilizando sólo caracteres morfológicos (CI= 0,435-RI= 0,830). El número superior en cada nodo indica el valor del soporte Bootstrap (expresado en porcentaje, sólo se han colocado los valores > al 50%), mientras que el número inferior indica el soporte de Bremer.

menor de resolución, reflejado en la gran politomía que abarca a gran parte de los terminales de Caenophidia. Más allá de lo dicho anteriormente, los taxones fósiles motivo de esta tesis se encuentran en posiciones con buen soporte.

*Amphisbaena* y *Dibamus* se hallan como los grupos más emparentados a *Najash*, *Dinilysia* más las serpientes, en ese orden. *Najash* y *Dinilysia* se encuentran por fuera del “crown group” Serpentes, representando sucesivos grupos hermanos de este clado. La gran dicotomía de las serpientes actuales,

los Scolecophidia y Alethinophidia emergen como grupos monofiléticos, estando los primeros en la base de las demás serpientes. Anilioidea resulta parafilético, siendo *Uropeltis* el aletínofidio más basal. También se han recuperado a los grandes clados Macrostromata y Caenophidia como grupos monofiléticos, ambos con un buen soporte. Las serpientes fósiles australianas y las serpientes marinas Cretácicas de Medio Oriente (*Pachyrhachidae* sensu Conrad, 2008) también resultan ser grupos monofiléticos, ambos incluidos dentro de Macrostromata y con un muy buen soporte. El taxón A se encuentra ubicado como el grupo hermano de los Tropidophiidae (*Trachyboa-Tropidophis*), estando *Ungaliophis* y *Exiliboa* no relacionados con estos últimos y conformando un clado dentro de Macrostromata. El taxón B resulta ser el grupo hermano de los Caenophidia. *Acrochordus* y *Xenodermus* resultan ser grupos hermanos sucesivos de los demás Caenophidia. Dentro de este gran clado, se han recuperado a los Endoglyptodonta (por primera vez reconocido bajo evidencia morfológica) y dentro de este clado a la familia Viperidae.

### **Análisis basado en caracteres morfológicos y moleculares mitocondriales (MMi)**

Este análisis presenta una topología similar a la obtenida con datos morfológicos (M), con algunas agrupaciones mejor resueltas (Fig. 93). *Uropeltis* y *Anilius* resultan ser los grupos hermanos sucesivos de los demás Alethinophidia. *Loxocemus* y *Xenopeltis* se encuentra formando un clado monofilético, siendo el grupo hermano de los demás Macrostromata. Dentro de este clado, se ha recuperado un clado formado por ((*Boa-Eryx*) (*Lichanura* (*Exiliboa-Ungaliophis*))). Dentro de Caenophidia se han podido recuperar clados como Elapidae, Viperidae y Colubroidea (sensu Zaher et al., 2009).

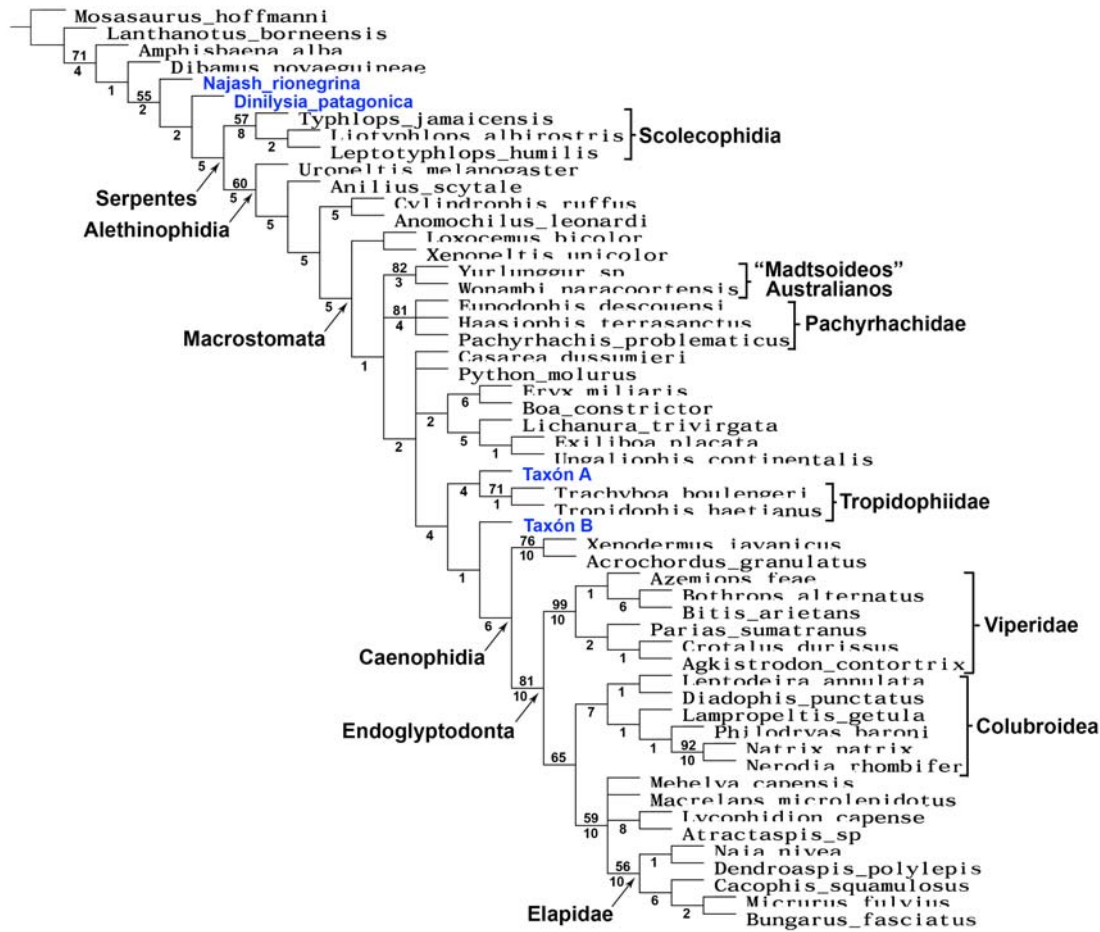


Figura 93. Árbol de consenso estricto obtenido a partir de 7 árboles más parsimoniosos (Longitud = 4821 pasos), utilizando caracteres morfológicos más caracteres moleculares mitocondriales (CI= 0,328-RI= 0,456). El número superior en cada nodo indica el valor del soporte Bootstrap (expresado en porcentaje, sólo se han colocado los valores > al 50%), mientras que el número inferior indica el soporte de Bremer.

### Análisis basado en caracteres morfológicos mas caracteres moleculares nucleares (MNU)

Este árbol muestra una topología muy similar a los anteriores (Fig. 94). Es destacable la recuperación de *Amphisbaena* y *Dibamus* como un clado monofilético, el cual posee un muy buen soporte. *Acrochordus* y *Xenodermus* no se encuentran agrupados, siendo los grupos hermanos sucesivos del resto de los Caenophidia. Dentro de este gran clado, se puede observar una pérdida de resolución en los grupos derivados de Caenophidia (Elapidae, Viperidae), los cuales se encuentran completamente politomizados.

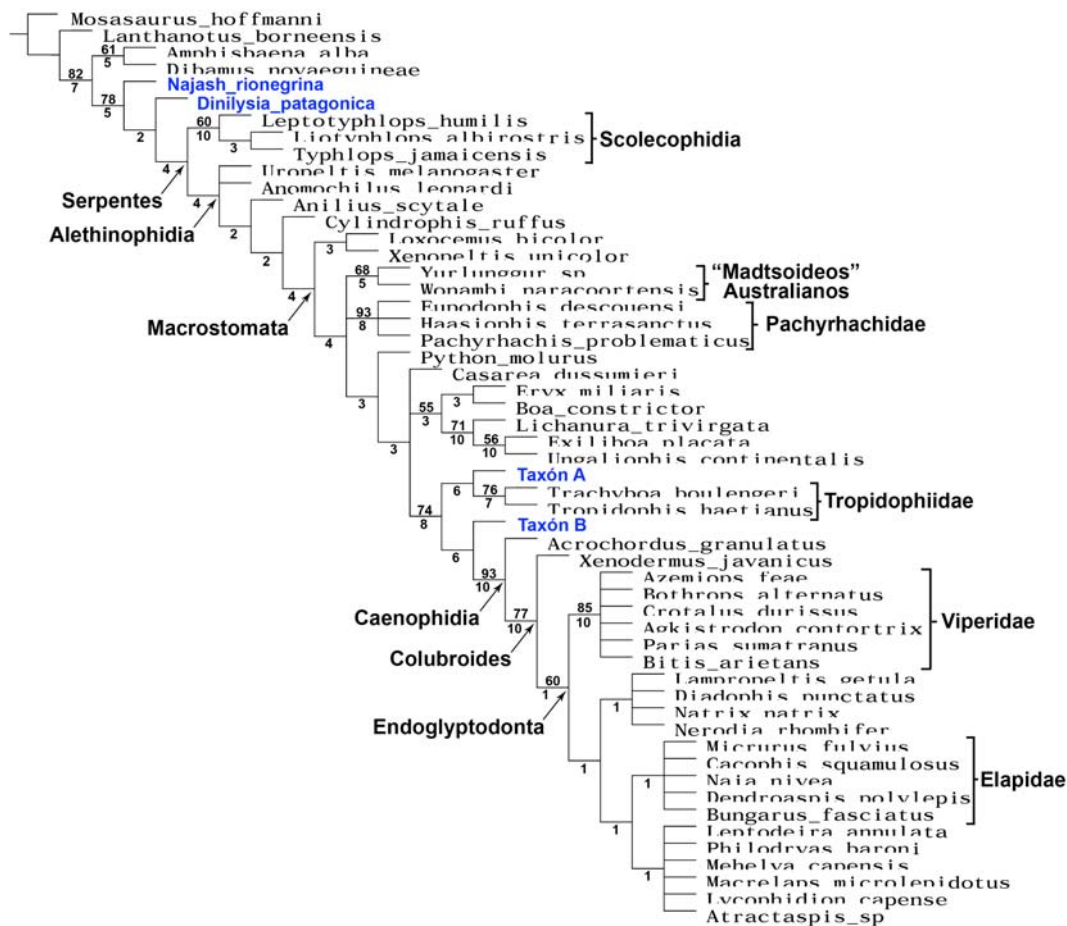


Figura 94. Árbol de consenso estricto obtenido a partir de 230 árboles más parsimoniosos (Longitud = 2443 pasos), utilizando caracteres morfológicos más caracteres moleculares nucleares (CI= 0,627-RI= 0,698). El número superior en cada nodo indica el valor del soporte Bootstrap (expresado en porcentaje, sólo se han colocado los valores > al 50%), mientras que el número inferior indica el soporte de Bremer.

### Análisis basado en caracteres morfológicos, moleculares mitocondriales y nucleares (MMiNu)

Al utilizar todas las particiones de datos se obtuvieron 14 árboles más parsimoniosos con una longitud de 6895 pasos (Fig. 95). Esta topología, la cual será la preferida en esta tesis, posee un muy buen grado de resolución.

*Mosasaurus hoffmanni* y *Lanthanotus borneensis* se encuentran en la base del árbol, seguidos por el clado formado por *Amphisbaena-Dibamus*, el cual posee un muy buen soporte. Los taxones fósiles *Najash* y *Dinilysia* se



Figura 95. Árbol de consenso estricto obtenido a partir de 14 árboles más parsimoniosos (Longitud = 6895 pasos), utilizando caracteres morfológicos más caracteres moleculares mitocondriales y nucleares (CI= 0,428-RI= 0,490). El número superior en cada nodo indica el valor del soporte Bootstrap (expresado en porcentaje, sólo se han colocado los valores > al 50%), mientras que el número inferior indica el soporte de Bremer.

encuentran por fuera de Serpentes, representando los grupos hermanos sucesivos (en ese orden) de este grupo (incluyendo serpientes fósiles y actuales). Aunque formando una tricotomía, los Scolecophidia se encuentran agrupados en la base de las serpientes formando un grupo monofilético muy bien soportado. La especie *Anilius\_scytale* se encuentra en la base del resto de los Alethinophidia, seguido por el resto de los “anilioideos” (*Cylindrophis*, *Anomochilus* y *Uropeltis*) agrupados, aunque con un muy bajo soporte. Los Macrostromata emergen como un grupo monofilético, estando *Xenopeltis* y

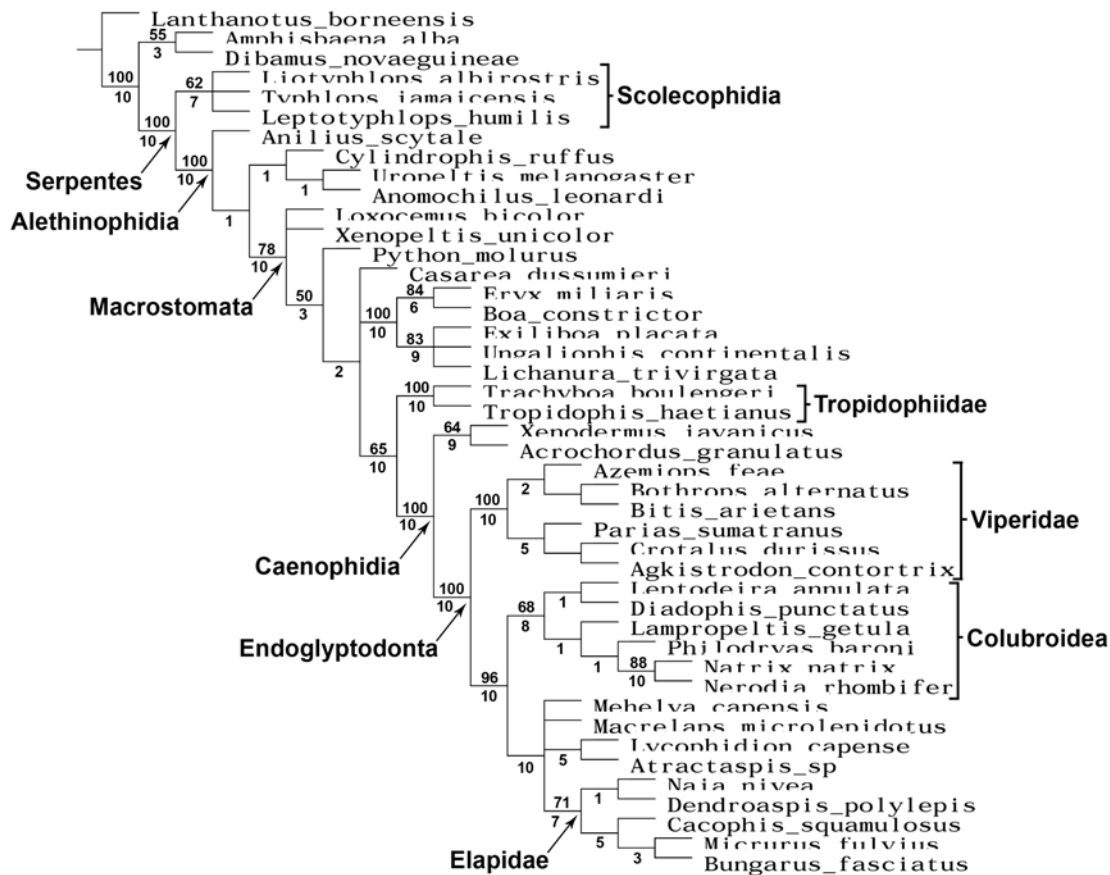


Figura 96. Árbol de consenso estricto obtenido a partir de 7 árboles más parsimoniosos (Longitud = 6817 pasos), utilizando caracteres morfológicos más caracteres moleculares mitocondriales y nucleares (CI= 0,432-RI= 0,482), excluyendo a los taxones fósiles. El número superior en cada nodo indica el valor del soporte Bootstrap (expresado en porcentaje, sólo se han colocado los valores > al 50%), mientras que el número inferior indica el soporte de Bremer.

*Loxocemus* reunidos en un clado en la base de los mismos, aunque con un soporte bajo a moderado. Luego se encuentran formando una tricotomía los “madtsoideos” australianos, los Pachyrhachidae, y el resto de los Macrostomata. Nuevamente, estas serpientes fósiles se encuentran agrupadas y con muy buen soporte. *Python* se encuentra en la base del resto de los Macrostomata, seguido por una tricotomía conformada por *Casarea*, el resto de los Booidea (*Boa*, *Eryx*, *Lichanura*, *Ungaliophis* y *Exiliboa*), y el Taxón A como grupo hermano de los Tropidophiidae (*Trachyboa* y *Tropidophis*) sumado al Taxón B y Caenophidia. Es de destacar el agrupamiento de ((*Lichanura*-

*Ungaliophis-Exiliboa*) (*Boa* y *Eryx*)), clado que posee un muy buen soporte. El Taxón B representa el grupo hermano de los Caenophidia, grupo cuya base se encuentra ocupada por el clado conformado por *Acrochordus* más *Xenodermus*. Ya dentro del tradicional “Colubroidea”, el resto de los taxones se agrupan dentro de Endoglyptodonta (sensu Zaher et al., 2009) grupo que posee en su base a los Viperidae, seguido por Colubroidea y Elapidae.

### **Análisis basado en caracteres morfológicos, moleculares mitocondriales y nucleares, excluyendo a los taxones fósiles (S)**

Al quitar a los taxones fósiles del análisis usando todas las particiones de datos, se obtiene una topología casi idéntica a la recuperada con las mismas particiones pero con los taxones fósiles presentes (Fig. 96). Solo se registran dos cambios, la menor resolución en la base de los Macrostromata (*Xenopeltis* y *Loxocemus* no se agrupan), y una baja reducción en el soporte de algunos nodos basales.

### **Análisis basado en caracteres moleculares mitocondriales y nucleares (MiNu)**

La topología obtenida al excluir la información morfológica (y por ende los grupos fósiles) es la que presenta mayores diferencias con respecto al resto de las árboles obtenidos (Fig. 97). En primer medida, Scolecophidia se convierte en un grupo parafilético, estando *Leptotyphlops* en la base del resto de las serpientes, mientras que *Typhlops* y *Liotyphlops* aparecen agrupados, constituyendo el grupo hermano del resto de las serpientes. Esta situación puede ser observada en los análisis moleculares publicados por Heise et al. (1995) y Wiens et al. (2008), en los cuales Scolecophidia resulta parafilético. Luego, se encuentra una agrupación



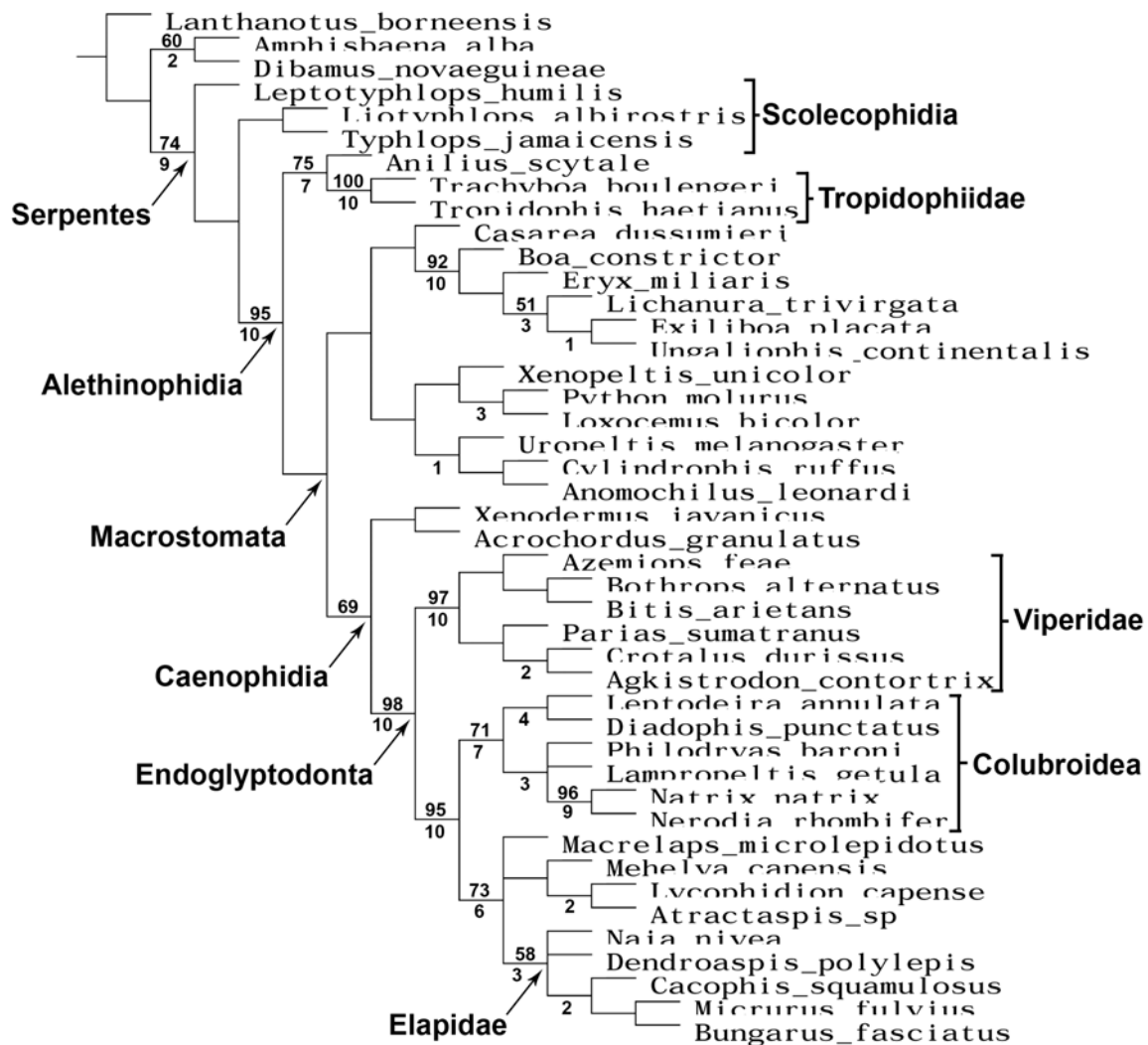


Figura 97. Árbol de consenso estricto obtenido a partir de 3 árboles más parsimoniosos (Longitud = 6456 pasos), utilizando caracteres moleculares mitocondriales y nucleares (CI= 0,432-RI= 0,436). El número superior en cada nodo indica el valor del soporte Bootstrap (expresado en porcentaje, sólo se han colocado los valores > al 50%), mientras que el número inferior indica el soporte de Bremer.

conformada por *Anilius*, *Tropidophis* y *Trachyboa*, clado que se encuentra en la base del resto de los Alethinophidia. Otra agrupación reconocida solo en este cladograma, es la conformada por *Python*, *Loxocemus* y *Xenopeltis*, los cuales se encuentran conformando otro clado con el resto de los “Anilioideos”. Ya dentro de Caenophidia, se recuperó nuevamente el clado constituido por *Acrochordus* y *Xenodermus*, grupo alojado en la base de estas serpientes derivadas. También



se recuperaron a Viperidae, Colubroidea y Elapidae, aunque estos últimos con un poco menos de resolución que en las otras topologías obtenidas.

## 6.4 Discusión

A continuación se describirán los resultados filogenéticos más sobresalientes, basados en la hipótesis filogenética basada en todas las particiones de datos (ver más arriba).

### Posición de los grupos externos

En todos los árboles obtenidos, los representantes de Varanoidea incluídos (*Lanthanotus* y *Mosasaurus*) resultan ser los grupos hermanos sucesivos del resto de los taxones analizados. Luego, tanto como grupos hermanos independientes (M, MMi) o conformando un clado (MNu, MMiNu, S, MiNu), los lagartos fosoriales ápodos *Amphisbaena* y *Dibamus* resultan ser los taxones más cercanamente emparentados con *Najash*, *Dinilysia* y las serpientes. En los árboles donde *Amphisbaena* y *Dibamus* se encuentran agrupados, incluido el árbol preferido, existe un muy buen soporte para este grupo. El primer autor en sugerir a los Amphisbaenia-Dibamidae como el grupo de saurios actuales más cercanamente emparentado a las serpientes fue Rage (1982) en uno de los primeros análisis cladísticos de Lepidosauria. Este agrupamiento ha sido observado en otros análisis filogenéticos (Rieppel y Zaher, 2000; Lee, 1998, 2000, 2005a; Scanlon, 2006), donde no necesariamente este clado conformado por estos grupos de saurios fosoriales resultaba ser el grupo hermano de Serpentes.

### *Najash rionegrina*

*Najash rionegrina* solo ha sido incluída en el análisis filogenético realizado para su publicación en el año 2006 (Apesteguía y Zaher, 2006). En el cladograma presentado en ese trabajo, este relevante taxón se ubica como el



en el prootico (ver Cap. 3.2). Sin embargo, en la hipótesis obtenida en esta tesis estos dos taxones no se encuentran agrupados. Muchos son los caracteres que distinguen a estos dos reptiles patagónicos, como ser la presencia de foramen parazigantral en *Najash* (ausente en *Dinilysia*), dos forámenes mentonianos en *Najash* (un solo foramen en *Dinilysia*), diferencias en la implantación dentaria, etc. Por lo tanto, pareciera que esta hipótesis de agrupamiento resulta poco probable, al menos basada en los caracteres expuestos por Caldwell y Calvo, aunque para verificar de manera exhaustiva la hipótesis planteada por estos autores resultaría necesario contar con más materiales craneanos de *Najash*, como así también conocer con detalle la región cloacal y caudal de *Dinilysia*. Ambas especies resultan abundantes en los yacimientos donde suelen hallarse, por lo que futuros hallazgos cuentan con buenas probabilidades.

### ***Dinilysia patagonica***

Como producto de su larga historia a partir de su descripción a principios del siglo XX, *Dinilysia patagonica* ha sido clasificada de diferentes maneras, aunque siempre considerada como una serpiente primitiva, claramente incluida dentro de Serpentes por todos los especialistas (Smith-Woodward, 1901; Romer, 1956; Estes et al., 1970; Rieppel, 1979c; Rage, 1984; Tchernov et al., 2000; Caldwell y Albino, 2002; Apesteguía y Zaher, 2006). Rage (1977, 1984) considera a *Dinilysia* como el grupo hermano de los Booidea, alojada dentro de Macrostromata. En su trabajo sobre la clasificación de las serpientes primitivas, Rieppel (1979c), ubica a *Dinilysia* como el grupo hermano de los Alethinophidia vivientes, hipótesis seguida por numerosos trabajos más recientes (Tchernov et al., 2000; Rieppel et al., 2002; Apesteguía y Zaher, 2006). Los primeros análisis cladísticos que excluyen a *Dinilysia* de Serpentes son los realizados por Scanlon y Lee (2000) y Lee y Scanlon (2002), en los cuales este relevante taxón se encuentra por fuera de Serpentes, en una posición más derivada que las serpientes marinas Cretácicas.

Los resultados obtenidos en los análisis realizados en esta tesis ubican claramente a *Dinilysia* por fuera de Serpentes, sustentando la hipótesis postulada por Scanlon y Lee (2000) y Lee y Scanlon(2002). El nodo conformado por *Dinilysia patagonica* y las serpientes posee un buen soporte, posicionando así a este relevante taxón como el grupo hermano de las serpientes. Los caracteres compartidos por *Dinilysia* y las serpientes son: dentario con un sólo foramen mentoniano de gran tamaño y alojado en el tercio anterior del mismo (100: 0 --> 1), las sinapófisis vertebrales dispuestas claramente en una posición medial con respecto al borde lateral de las prezigapófisis (Car. 111: 0 --> 1), y la presencia de proceso prezigapofisiario (Car. 112: 0 --> 1).

## **Serpentes**

En todos los análisis realizados, se corrobora la naturaleza monofilética del clado Serpentes, presentando en todos los análisis un muy buen soporte. Hasta el momento, la monofilia de Serpentes ha sido postulada en todas las filogenias realizadas recientemente basadas en diferentes fuentes de información (e.g. Estes et al., 1988; Caldwell, 1999; Lee y Scanlon, 2002; Vidal y Hedges, 2004; Townsend et al., 2007; Conrad, 2008). A continuación se detallan las sinapomorfías osteológicas de Serpentes: lámina medial (vertical) del nasal presente, logrando un contacto entre el nasal y el septomaxilar (Car. 12: 0 --> 1), el prefrontal se articula con el frontal anterolateralmente (Car. 28: 0 --> 1), El proceso preorbitario del frontal se encuentra cubierto por el prefrontal (Car. 33: 0 --> 1), el proceso vomerino del palatino toca el vómer sin ningún tipo de articulación/ no lo contacta (Car. 78: 0 --> 2), el proceso paraoccipital del opistotico se encuentra muy reducido o ausente (Car. 82: 0 --> 1), esquinas posterolaterales del parabasiesfenoides no proyectadas ventrolateralmente (Car. 83: 0 --> 1), el otooccipital conforma todo el piso del recessus scalae tympani (Car. 88: 0 --> 1), y espina neural escasamente desarrollada/ausente (Car. 113: 0 --> 1).

Además, deben listarse las siguientes posibles sinapomorfias para el grupo, postuladas por otros autores (ver Underwood, 1967; Rieppel, 1988b):

- ⇒ Cráneo platibásico (e.g. las trabéculas cartilaginosas de la región ocular no se fusionan entre sí durante el desarrollo embrionario)
- ⇒ Cierre completo de la pared lateral del neurocráneo, generando que la rama oftálmica del nervio trigémino (V) tenga un curso intracraneano.
- ⇒ Componentes óseos del neurocráneo permanecen como elementos discretos, no fusionándose durante la ontogenia postnatal
- ⇒ Ausencia total de vestigios de la cintura pectoral (aunque véase Tsuiji et al., 2006)
- ⇒ La apertura del órgano de Jacobson se encuentra formada por el septomaxilar y el vomer
- ⇒ Pérdida secundaria de epífisis (Haines, 1969)

## **Scolecophidia**

Excepto en el análisis basado estrictamente en caracteres moleculares (MiNu), las serpientes ciegas se agrupan en un clado monofilético, existiendo en algunos casos una tricotomía (MiNu-S). Sólo en el análisis molecular, Scolecophidia resulta parafilético, siendo estos resultados similares a los obtenidos por otros investigadores utilizando caracteres moleculares (Heise et al., 1995; Wiens et al., 2008). Exceptuando a estos análisis moleculares, sólo McDowell y Bogert (1954) infirieron en base a información morfológica que Scolecophidia no es un grupo natural, aunque esta hipótesis fue formulada en un contexto no-cladístico. Posteriormente al trabajo de McDowell y Bogert, han sido publicados numerosos trabajos en los cuales se justifica la monofilia de los Scolecophidia (List, 1966; Underwood, 1967b; Estes et al., 1988; Rieppel, 1988; Cundall et al., 1993; Tchernov et al., 2000; Lee y Scanlon, 2002, Vidal y Hedges, 2002a). Lamentablemente en el análisis efectuado en esta tesis, los Scolecophidia no poseen una buena resolución interna, conformando una tricotomía entre las tres especies utilizadas. Sin embargo, es de destacar el

muy buen soporte que posee esta agrupación, corroborando la naturaleza monofilética de este clado de serpientes basales fosoriales.

### **Alethinophidia**

Otro gran grupo recuperado en todos los análisis y con un muy buen soporte es Alethinophidia. Este clado, el cual abarca a la gran mayoría de las serpientes actuales, posee como grupo más basal a diferentes taxones, dependiendo de la partición de datos utilizada. Los Anilioidea, los cuales no fueron recuperados como grupo natural en ninguno de los análisis efectuados, se encuentran en posiciones basales dentro de Alethinophidia, aunque es de destacar que en general esta región no posee una buena resolución.

### **Macrostomata**

Este grupo de serpientes también es obtenido en todos los análisis realizados, con excepción del análisis molecular, el cual recupera a un grupo de aletínofidios basales conformado por *Anilius* y los Tropidophiidae (*Tropidophis* y *Trachyboa*). Estas serpientes se han agrupado anteriormente en hipótesis filogenéticas basadas en caracteres moleculares (Vidal y Hedges, 2002b; Vidal y David, 2004; Wiens et al., 2008). En análisis previos basados en caracteres morfológicos, *Xenopeltis* y *Loxocemus* resultan ser los Macrostomata más basales, representando grupos hermano sucesivos (Cundall et al., 1993; Tchernov et al., 2000), o agrupados en un clado en la base de los Macrostomata (Scanlon and Lee, 2000; Lee y Scanlon, 2002). Estos dos géneros se encuentran agrupados en el análisis de todas las particiones, conformando así un clado en la base misma de los Macrostomata, sustentando las hipótesis inferidas por estos dos últimos autores.

### **Serpientes marinas cretácicas**

En todo los cladogramas obtenidos *Pachyrhachis problematicus*, *Haasiophis terrasanctus* y *Eupodophis descouensi* se encuentran agrupadas

conformando una tricotomía en un clado dentro de Macrostromata. Los caracteres que reúnen a estas serpientes fósiles son: región dorsal del coronoides alta y bien desarrollada anteroposteriormente, superando ampliamente el borde dorsal del proceso dorsal de la región surangular del hueso compuesto (Car. 94: 0 --> 1), número de vértebras presacras entre 120 y 160 (106: 3 --> 1), y engrosamiento óseo en vértebras troncales medias (paquiostosis) (108: 0 --> 1). Este resultado coincide con el obtenido por Conrad (2008), en cuya hipótesis filogenética recupera un clado en el que se encuentran incluidas estas tres serpientes Cretácicas. En dicho trabajo, este autor denomina a esta agrupación como Pachyrhachidae, la cual es definida en la hipótesis filogenética de Conrad al menos con uno de los caracteres utilizados en esta tesis (Car. 94).

### **Polifilia de Boidae**

Como puede observarse en las hipótesis obtenidas, la familia Boidae (Pythoninae, Erycinae y Boinae) no ha sido recuperada en ningún caso como grupo natural, evidenciando la naturaleza polifilética de la misma. En todos los análisis efectuados, *Python* se encuentra ubicado como un Macrostromata basal más derivado que *Xenopeltis* y *Loxocemus*. Uno de los agrupamientos más interesantes presente en casi todos los árboles es el conformado por ((*Boa-Eryx*) (*Ungaliophis-Exiliboa-Lichanura*)). Este clado ha sido recuperado por Noonan y Chippindale (2006) utilizando solo caracteres moleculares, como así también por Lee et al. (2007) en su análisis combinado. El agrupamiento de las pequeñas boas del Nuevo Mundo invita a reinterpretar las relaciones de *Lichanura* (y muy probablemente *Charina*, no incluido en el análisis) con los Erycinae (*Eryx*, *Calabaria*), grupo al cual fueron incluidas estas dos serpientes (ver Kluge, 1993).

### **El Taxón A y los Tropidophiidae**

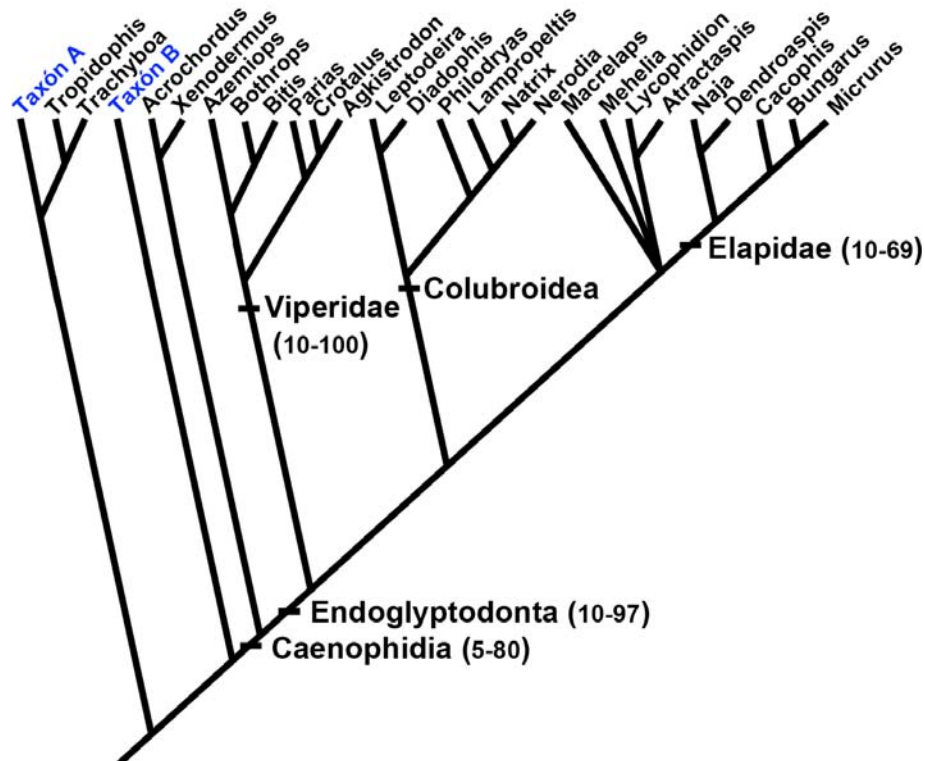
Esta nueva serpiente emerge como el grupo hermano de los Tropidophiidae (*Tropidophis* + *Trachyboa*). De esta manera se conforma un clado enteramente Americano de pequeñas serpientes que representan uno de los grupos más cercanamente emparentado con los Caenophidia. El contacto suturado entre el pilar medial del frontal y el proceso subolfatorio (32: 2→1), el proceso coanal del palatino desarrollado en forma de placa (62: 1→0), y la ausencia de proceso prezigapofisiario en las vértebras troncales (112: 0→1) resultan ser los caracteres que unen a estos tres taxones Americanos.

Históricamente, la familia Tropidophiidae agrupó a cuatro géneros, a saber: *Exiliboa*, *Trachyboa*, *Tropidophis* y *Ungaliophis* (ver Underwood, 1967b; McDowell, 1987). Sin embargo, ya en el año 1951 Brongersma precisó que *Tropidophis* y *Trachyboa* representaban una agrupación independiente del resto de los Booidea, inferencia basada en caracteres viscerales. Más recientemente Zaher (1994) postula que Tropidophiidae se encuentra conformada por estos dos géneros y que representan el grupo hermano de los Caenophidia, mientras *Exiliboa* y *Ungaliophis* se encuentran más relacionados con los Boidae. Esta hipótesis se ha visto reforzada por varios análisis filogenéticos, tanto basados en caracteres morfológicos (Tchernov et al., 2000; Lee y Scanlon, 2002; Apesteguía y Zaher, 2002) como así también por análisis basados en secuencias génicas (Wilcox et al., 2002; Lee et al., 2007; Noonan y Chippindale, 2007). Con la única excepción del análisis basado sólo en caracteres moleculares, se ha podido recuperar a Tropidophiidae (*Tropidophis* + *Trachyboa*) como grupo hermano de Caenophidia, mientras que *Ungaliophis* y *Exiliboa* se encuentran agrupados con representantes de Boidae, reforzando la hipótesis filogenética propuesta por Zaher en 1994. Así, según la hipótesis obtenida en esta tesis, la familia Tropidophiidae se encuentra compuesta por los géneros *Tropidophis* y *Trachyboa*.

## **El Taxón B y los Caenophidia**



Hasta el momento, de los Macrostromata más derivados las serpientes más cercanamente emparentadas con los Caenophidia resultaban ser los Tropidophiidae (*Trachyboa* y *Tropidophis*, Cundall et al., 1993; Tchernov et al., 2000; Lee y Scanlon, 2002; Apesteguia y Zaher, 2006) o los Bolyeriidae



**Figura 99.** Parte de la hipótesis filogenética obtenida a partir de la utilización de todas las particiones de datos, mostrando las relaciones del Taxón A y el Taxón B con respecto al resto de las serpientes avanzadas.

(*Bolyeria* y *Casarea*, Kluge, 1991; Lee et al., 2007), no existiendo otro grupo de serpientes que ocupara esa posición.

En todos los análisis efectuados, el Taxón B emerge como el grupo hermano de los Caenophidia, desplazando a los grupos previamente propuestos como las serpientes más cercanamente emparentadas con este grupo. Los caracteres más sobresalientes que relaciona a el Taxón B con los Caenophidia se encuentran en la morfología del prefrontal, el cual posee una fuerte reducción de la lámina dorsal y lateral (Car. 31: 2 --> 3), rasgo presente en *Acrochordus* y los Colubroides en general.

Las serpientes más avanzadas (Caenophidia) representan un grupo monofilético en todos los análisis realizados, en los cuales este clado posee un muy buen soporte. Estudios filogenéticos moleculares previos (e.g. Slowinsky y Lawson, 2002; Vidal y Hedges, 2002b; Wiens et al., 2008; Zaher et al., 2009) sustentan la monofilia de Caenophidia; llamativamente, no existen estudios filogenéticos previos basados en evidencia morfológica que verifiquen la monofilia de este clado (ver Tchernov et al., 2000; Lee y Scanlon, 2002), ya que sólo fue utilizado como taxón terminal a Caenophidia o Colubroidea. Gracias a la utilización de numerosos terminales de Caenophidia, el análisis presentado en esta tesis representa la primer confirmación de la monofilia de Caenophidia basada en evidencia morfológica y molecular. La posición basal de los Acrochordidae y Xenodermatidae dentro de este grupo, rasgo topológico observado en los análisis moleculares previos, también se ve confirmada por la presente tesis.

### ***Acrochordus y Xenodermus***

Tanto los acrocordidos como los xenodermatidos suelen representar grupos hermanos sucesivos del resto de los Caenophidia en análisis moleculares (e.g. Vidal y Hedges, 2002a; Zaher et al., 2009). La obtención de este agrupamiento resulta llamativo, ya que no ha sido recuperado en ningún otro análisis filogenético previo. Sin embargo, este taxón está presente en cuatro de los seis análisis efectuados (MMi, MMinu, S, Minu), en los cuales exhibió un muy buen soporte. Algunos caracteres anatómicos, como por ejemplo la salida a través de un foramen independiente en el parietal del nervio oftálmico (presente en *Acrochordus* y xenodermatinos; Underwood, 1967b: 81) invitan a considerar el agrupamiento de estos taxones basales de Caenophidia. Sin embargo, para confirmar dicho grupo se necesitará agregar más representantes de Xenodermatidae, como así también descubrir nuevos caracteres que puedan sustentar su monofilia.

## **Endoglyptodonta**

Esta agrupación recientemente creada por Zaher et al. (2009) reúne a las serpientes avanzadas que poseen algún tipo de modificación dentaria para la inoculación de veneno (Zaher et al., 2009). Los resultados obtenidos en esta tesis corroboran con muy buen soporte la monofilia de este clado, resultando ser la primer confirmación de dicha agrupación utilizando caracteres morfológicos. Otros análisis moleculares previos, utilizando máxima parsimonia o métodos basados en modelos evolutivos, también demuestran la naturaleza monofilética de este clado, variando solamente la cantidad de terminales utilizados (Vidal y Hedges, 2002a; Vidal et al., 2007; Wiens et al., 2008). En su análisis filogenético de los Colubroidea (basado también en caracteres moleculares), Lawson et al. (2005) también recupera este grupo, aunque el representante de los Xenodermatidae (*Oxyrhabdium*) se encuentra dentro de los Endoglyptodonta.

## **Agrupaciones tradicionales dentro de Caenophidia**

Gracias a la utilización de numerosos terminales de Caenophidia, se han podido recuperar tres clados muy bien soportados, los cuales resultan los más extensamente reconocidos en filogenias moleculares previas de las serpientes avanzadas.

Numerosos estudios basados en alozimas y ADN han recuperado a la familia Viperidae como una agrupación monofilética (e.g. Cadle, 1992; Vidal y Hedges, 2002a; Lawson et al., 2005; Wuster et al., 2008; Zaher et al., 2009), y ocupando una posición basal con respecto al resto de los colubroideos. Sin embargo, no existen estudios filogenéticos basados en caracteres morfológicos que hayan testeado esta hipótesis. Los resultados obtenidos en esta tesis corroboran con un muy buen soporte la monofilia de Viperidae, como así también la posición filogenética basal de esta familia con respecto a elápidos y demás colubroideos.

Mas allá de que las interrelaciones entre los distintos grupos de la familia Elapidae se encuentran bajo un activo debate (ver McCarthy, 1985; Scanlon y Lee, 2004; Lawson et al., 2005; Slowinsky y Lawson, 2005), existe un consenso general sobre la monofilia de este clado (McCarthy, 1985; Vidal y Hedges, 2002a; Zaher et al., 2009). Los resultados obtenidos en esta tesis sustentan la monofilia de Elapidae, grupo que se encuentra en una posición derivada con respecto al resto de los clados que conforman Caenophidia.

Otro de los grupos recuperados fue el de los Colubroidea (sensu Zaher et al., 2009), el cual incluye en este análisis a las culebras de la familia Natricidae (*Natrix*, *Nerodia*), Dipsadidae (*Leptodeira*, *Philodryas*, *Diadophis*) y Colubridae (*Lampropeltis*).

## Capítulo 7 – Paleobiología de *Dinilysia patagonica*



Gracias a la abundancia y preservación de los especímenes conservados, y a su posición filogenética como grupo hermano de las serpientes, *Dinilysia patagonica* representa un taxón clave para analizar ciertos aspectos paleobiológicos que pueden aportar nueva información al debate sobre el origen de las serpientes. A continuación, en este capítulo se discutirán ciertos aspectos sobre la paleobiología de *Dinilysia patagonica* basados en la información obtenida mediante el análisis de los ejemplares conocidos de esta especie.

### **7.1 Longitud corporal, paleoambiente de deposición y modo de vida de *Dinilysia patagonica***

#### ***Cálculo de longitud corporal***

En la literatura pueden hallarse algunas especulaciones acerca del tamaño corporal de *Dinilysia patagonica*, las cuales sugieren una longitud de aproximadamente 1,5–2,0 metros (Smith-Woodward, 1901; Albino y Caldwell, 2001; Caldwell y Albino, 2001). Sin embargo, para sustentar estas especulaciones hasta el momento no se han realizado análisis estadísticos basados en datos empíricos, los cuales son ampliamente utilizados para la estimación de longitud y masa corporal (Zar, 1984).

En su trabajo recientemente publicado acerca de la serpiente gigante *Titanoboa*, Head et al. (2009) utilizaron una serie de variables métricas a fin de conocer la longitud de esta serpiente fósil, siendo ésta la única estimación estadística publicada hasta el momento para obtener longitudes corporales de serpientes a partir de datos osteológicos. Estos autores observaron que, al menos en los Boidae, el ancho del arco neural (medido a través de la distancia entre postzigapófisis) posee una correlación significativa con la longitud corporal. Utilizando como variables a esta medida vertebral y la longitud corporal total de especies actuales de la familia Boidae (ver Tabla), emplearon el estadístico de la regresión lineal, prediciendo mediante la ecuación resultante la longitud corporal total (TBL) y la longitud cabeza-cloaca (SVL) de *Titanoboa*.

Con el fin de obtener una estimación de la longitud corporal de *Dinilysia*, se incorporaron a los datos publicados por Head et al. (2009) las medidas inter-postzigapofisiarias obtenidas de las vértebras troncales del

**Tabla de medidas utilizadas por Head et al. (2009). Cabe destacar que los datos publicados en la información suplementaria de dicho trabajo son erróneos, siendo los expuestos en esta tabla los valores correctos (Head, com. pers.). longitud cabeza-cloaca (SVL), longitud corporal total (TBL), intervalos de posición vertebral (60% y 65%)**

	especimen	SVL (mm)	TBL (mm)	60% (mm)	65% (mm)
<i>Acrantophis dumerili</i>	USNM 497683	1423	1535	6.38	6.53
<i>Acrantophis dumerili</i>	ROMV-R 7864	1900	2040	19.66	19.04
<i>Acrantophis dumerili</i>	ROMV-R 7833	2390	2480	23.50	21.42
<i>Boa constrictor</i>	USNM-348597	1355	1606	12.92	12.64
<i>Boa constrictor</i>	ROMV-R 7182	2970	3220	27.69	27.08
<i>Boa constrictor</i>	USNM 220299	3129	3434	28.20	28.01
<i>Candoia carinata</i>	USNM 348502	803	867	11.22	10.96
<i>Corallus caninus</i>	ROMV-R7498	1216	1450	12.20	11.80
<i>Corallus enhydris</i>	ROMV-R 4075	1360	1734	10.79	10.54
<i>Epicrates anguilifer</i>	ROMV-R 7842	1960	2330	17.61	17.97
<i>Epicrates cenchria</i>	ROMV-R 7902	1195	1380	11.54	11.27
<i>Epicrates cenchria</i>	ROMV-R 5345	1070	1210	10.65	10.22
<i>Epicrates inornatus</i>	ROMV-R 7900	1450	1700	11.66	11.58
<i>Epicrates striatus</i>	ROMV-R 7901	1385	1770	11.20	10.85
<i>Epicrates striatus</i>	UF63866	1950	2250	15.09	15.08
<i>Epicrates subflavus</i>	UF69268	1490	1720	10.80	10.66
<i>Eunectes murinus</i>	ROMV-R 7340	2110	2470	17.10	17.26
<i>Eunectes murinus</i>	ROMV-R 7285	2910	3320	24.32	23.99
<i>Eunectes notaeus</i>	ROMV-R 7307	2190	2510	17.67	17.24
<i>Eunectes notaeus</i>	ROMV-R 7286	2310	2690	24.33	23.12
<i>Sanzinia madagascarensis</i>	USNM 220313	1423	1760	16.15	15.69
<i>Dinilysia patagonica</i>	MACN-RN 976	<b>1950</b>	<b>2210</b>	<b>18,2</b>	<b>17,92</b>

ejemplar MACN-RN 976, el cual constituye actualmente el espécimen adulto más completo y articulado de *Dinilysia patagonica*. Se escogieron dos posiciones vertebrales de este ejemplar (Fig. 100), las cuales se

encuentran en la zona presacra medio-posterior, región de la columna vertebral sobre las cuales Head et al. (2009: información suplementaria) realizaron sus mediciones.

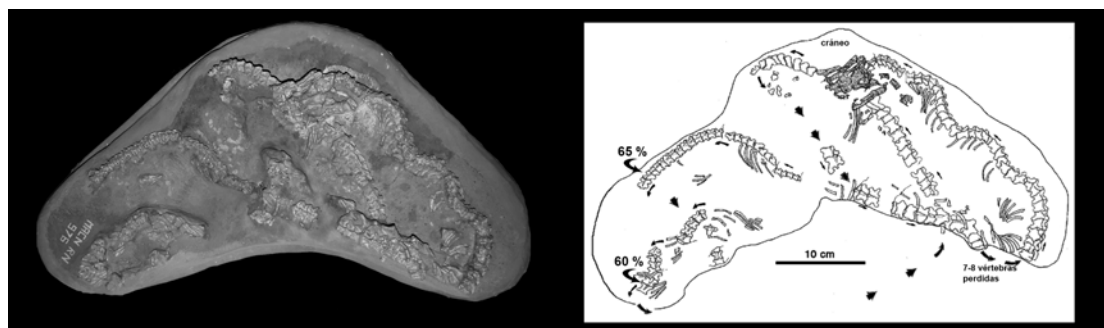
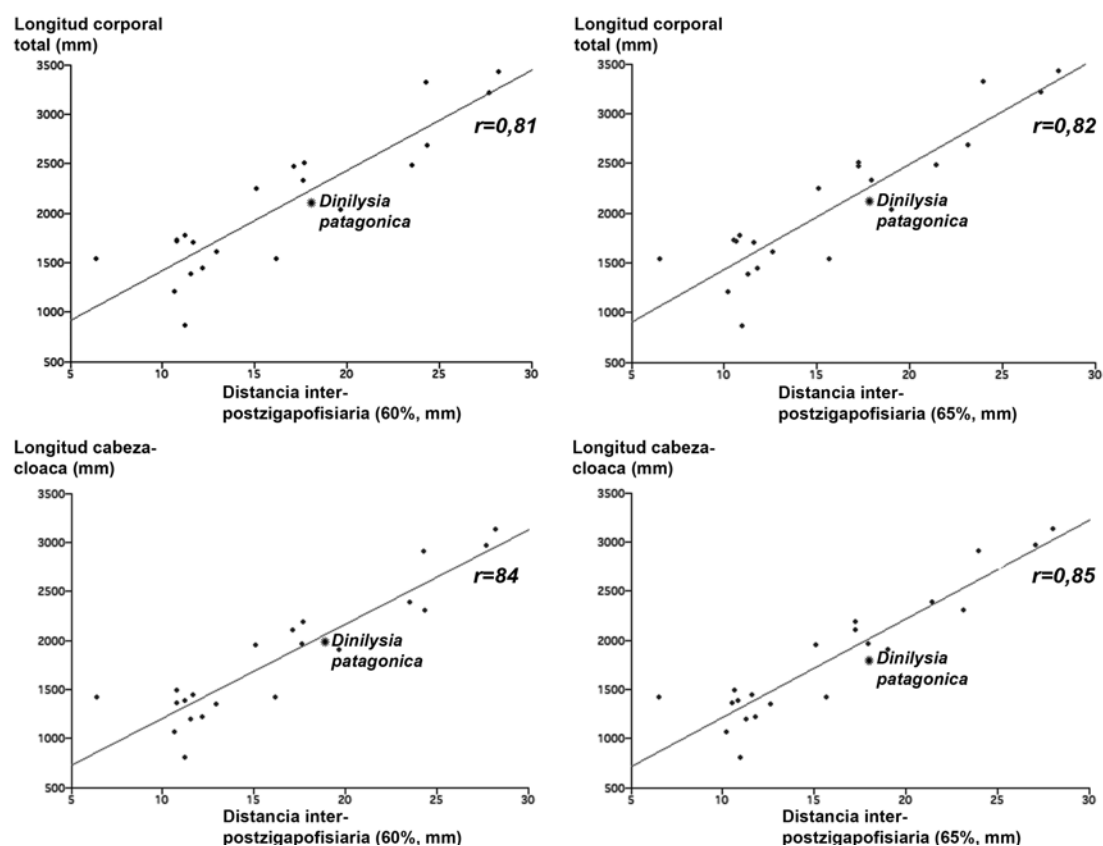


Figura 100. Ejemplar articulado de *Dinilysia patagonica* (MACN-RN 976), del cual fueron extraídas las medidas para el cálculo de la longitud corporal.

El análisis de regresión efectuado (Fig. 101) produjo una muy buena correlación entre las variables ( $r > 0,8$ ), similares a las obtenidas por Head et al. (2000). Mediante las predicciones calculadas a través de la ecuación resultante se obtuvieron como resultado una longitud cabeza-cloaca de 1,98 metros y una longitud corporal total de 2,24 metros para el intervalo





**Figura 101. Gráficos de regresión obtenidos a partir de los datos de Head et al. (2009).**

del 60%, siendo las medidas obtenidas para el intervalo del 65% de 2,18 metros y 1,92 metros respectivamente. Como sugieren Head et al (2009), para obtener un resultado final se promediaron los resultados obtenidos en las dos posiciones medidas. Así, se obtuvieron las siguientes estimaciones de longitud corporal para *Dinilysia*: longitud cabeza-cloaca = 1,95 metros; longitud corporal total = 2,21 metros.

Estos resultados representan la primer estimación con base en datos empíricos de tamaño corporal para *Dinilysia patagonica*. Sin embargo, se deben tener en cuenta ciertos aspectos por los cuales estas dimensiones obtenidas resultan tentativas. En primer medida, la tabla de medidas de especies actuales utilizada por Head et al. (2009) fue confeccionada utilizando sólo representantes de unos pocos taxones de la familia Boidae, por lo que esta muestra resulta poco representativa de la diversidad de serpientes actuales. Un estudio más abarcativo que incluya medidas de otros grupos de serpientes probablemente determinará si la correlación existente en los representantes de la familia Boida utilizados es característica del clado Serpentes o solo de la familia Boidae. Otro aspecto importante es el posible sesgo generado por la distancia filogenética existente entre los Boidae y *Dinilysia*, pudiendo existir una diferencia importante entre la correlación obtenida y la observada en los taxones por fuera del “crown-group” Serpentes.

### ***Aspectos tafonómicos y ambiente de depositación***

En su trabajo acerca de la paleoecología de las serpientes cretácicas, Caldwell y Albino (2001: 207) realizan una breve descripción de las condiciones de preservación de los especímenes de *Dinilysia patagonica* hallados por el Dr. Bonaparte en la localidad de rancho de Tripailao (Paso Córdova, Río Negro), una de las localidades de la Fm. Bajo de la carpa donde afloran niveles portadores de *Dinilysia patagonica* (ver Cap. 4.1). Esta localidad fue descubierta por el Dr. Bonaparte en la década de 1990,

hallando en esta localidad gran parte de los especímenes más relevantes de esta especie (e.g. MACN-RN 976, 1013). En esa descripción, estos autores destacan el estado de articulación de uno de los ejemplares (MACN-RN 976), como así también el estado preservacional de otros tres ejemplares craneanos hallados en la misma localidad (MACN-RN 1013, 1014 y 1015), sugiriendo que la preservación de los mismos (estado de articulación, asociación de los ejemplares) no concuerda con un ambiente deposicional de tipo fluvial.

Como parte del análisis paleoecológico necesario para discutir las inferencias previas acerca del paleoambiente donde habitó *Dinilysia*, los restos recuperados provenientes de la localidad de rancho de Tripailao han sido analizados para observar ciertos parámetros tafonómicos como el estado de articulación y superficie ósea.

Los especímenes anteriormente detallados corresponden a cuatro individuos adultos (MACN-RN 976, 1013, 1014, 1015), los cuales al parecer fueron hallados asociados (Albino et al., 1999). El espécimen MACN-RN 976 se encuentra en gran medida articulado, observándose algunos pequeños desplazamientos en algunos sectores de la columna vertebral. La región anterior del cráneo no se ha conservado, como así tampoco algunos sectores de la región troncal, faltando completamente la región troncal más posterior y la región caudal del esqueleto postcraneano. Los otros tres especímenes están conformados por restos craneanos, aunque el ejemplar MACN-RN 1015 posee algunas vértebras troncales asociadas a una de las hemimandíbulas. El más completo de ellos (MACN-RN 1013) también se encuentra articulado, aunque carece de gran parte de la región rostral. Con respecto a la dentición, los cráneos y mandíbulas analizados prácticamente no poseen dientes, probablemente relacionado al particular tipo de implantación dentaria, la cual según Budney et al. (2006) se efectuaba a través de un ligamento.

De acuerdo a las observaciones realizadas sobre la superficie ósea de los especímenes, estos se caracterizan por nula meteorización, abrasión, y marcas de origen biológico (p. ej., masticación, digestión, raíces),

observando el estado 0 de la escala propuesta por Behrensmeyer (1978). Estos parámetros tafonómicos y el grado de articulación presente en los especímenes indican que las carcassas tuvieron poca o nula exposición aérea, indicando un rápido sepultamiento de las carcassas, siendo quizá la desarticulación observada producto de mínimos desplazamientos durante la depositación y consolidación sedimentaria. De esta manera, la asociación procedente de la localidad de rancho de Tripailao representaría una asociación autóctona (sensu Lyman, 1994).

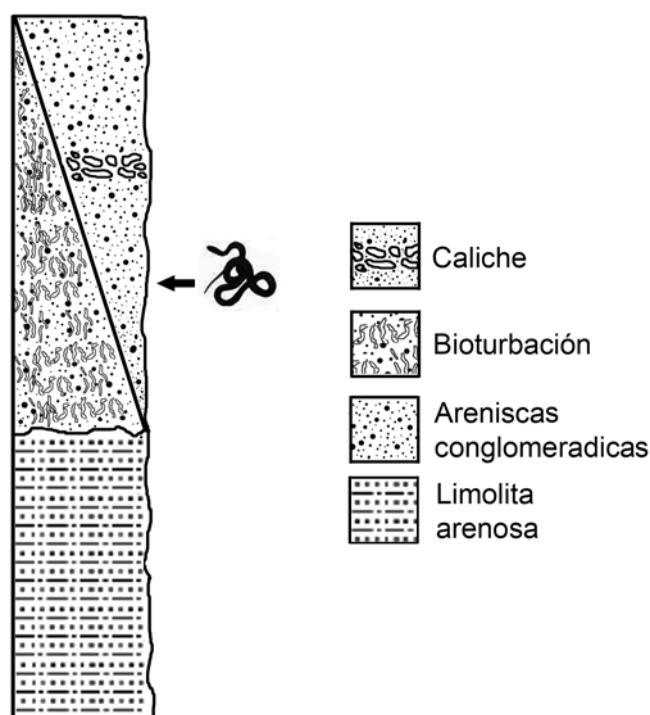
Según los datos experimentales obtenidos mediante la utilización de pequeños animales (Brand et al. 2003), las carcassas de pequeños reptiles pueden permanecer un período considerable de tiempo en estado de articulación, siendo éste mayor si la carcassa pasa primero por un estado de disecación. Para las carcassas de reptiles (pequeños lagartos de aprox. 20-40 gramos), estos autores encontraron que la desarticulación ocurre en un período comprendido entre los 3 meses y 1 año, existiendo elemento pequeños (e.g. miembros) que han permanecido más de un año en estado de articulación. Además, Brand et al. (2003) observaron que, en condiciones terrestres (i.e. no sumergidos), los tiempos de desarticulación eran mayores para las carcassas de mayor tamaño, no exhibiendo indicios de meteorización en la superficie ósea. Teniendo en cuenta estas observaciones, el tamaño corporal considerable que poseyó *Dinilysia* según la longitud corporal estimada previamente habilita la posibilidad de que las carcassas de este escamado pudieran permanecer en estado de articulación durante un período de tiempo considerable en la superficie.

Dentro del ambiente fluvial, pueden existir condiciones de sepultamiento rápido, por ejemplo en eventos de rotura de albardón (crevasse splay), donde una capa de sedimento cubre rápidamente la planicie de inundación, sepultando las carcassas presentes en este sector del ambiente fluvial sin generar un transporte sensible de las mismas (Behrensmeyer, 1982; Behrensmeyer y Hook, 1992).

Teniendo en cuenta los datos experimentales sobre los tiempos en que una carcassa puede permanecer en estado de articulación, y la

existencia de condiciones de sepultamiento producidas por el ambiente fluvial en las cuales el transporte de las carcadas es mínimo/inexistente, el nivel de articulación que presentan los especímenes analizados no permite excluir al ambiente fluvial como generador de la asociación de rancho de Tripailao.

En ese mismo trabajo sobre la paleoecología de las serpientes cretácicas, Caldwell y Albino (2001) publicaron una serie de observaciones geológicas realizadas en la localidad de rancho de Tripailao.



**Figura 102. Perfil esquemático de los afloramientos de la Fm. Bajo de la carpa en la localidad de rancho de Tripailao (Paso Córdova, Río Negro), descriptos por Caldwell y Albino (2001).**

En esta localidad, Caldwell y Albino (2001) reconocieron principalmente dos litologías (Fig. 102). En la parte inferior de la secuencia, un nivel limo-arenoso de color rojo, en el cual no se han hallado fósiles. Por encima de este estrato, observaron un nivel de areniscas conglomerádicas rojizas, el cual posee dos facies sedimentarias que se alternan a lo largo del perfil de la localidad. Una de estas facies corresponde a areniscas masivas con un alto grado de bioturbación, infiriendo que esta se trata de paleosuelos con indicaciones de una

importante red radicular y un extenso sistema de túbulos producto de la actividad de insectos Hymenoptera y Coleoptera (Caldwell y Albino, 2001: 209). La otra facies está conformada también por una arenisca masiva, la cual carece de trazas fósiles. Según Caldwell y Albino (2001: 209), esta facies es la portadora de la fauna de tetrápodos, en la cual Bonaparte exhumó los restos de *Dinilysia*.

Basándose en su propio análisis sedimentológico de las facies observadas por ellos en la localidad y utilizando como modelo las descritas por Eberth (1993) para las sedimentitas eólicas cretácicas de Bayan Mandahu (Mongolia), estos autores establecieron que el ambiente de depositación de los niveles portadores de *Dinilysia* y la fauna coetánea fue un ambiente relativamente seco de duna-interduna, limitado por sistemas fluviales, siendo las tormentas de viento el principal agente de aporte de sedimentos (“...showing a dominant aeolian sediment regime” [sic]). Utilizando al caliche y a la importante icnofábrica que encontraran en una de estas facies, infirieron que el agua estaba presente estacionalmente en las regiones de interduna. Llamativamente, estos mismos autores afirman en el mismo trabajo no haber encontrado evidencias sedimentológicas que indiquen la existencia de cuerpos de agua en el área estudiada (Caldwell y Albino, 2001: 213).

En el verano del 2007, se realizó una campaña conjunta de prospección entre el Museo Argentino de Ciencias Naturales y el Museo Paleontológico “Egidio Feruglio” a la localidad de rancho de Tripailao. En dicha campaña, en los mismos afloramientos donde el Dr. Bonaparte y su equipo extrajo parte de los ejemplares de *Dinilysia* hallados en el año 1994, fueron hallados numerosos especímenes de *Notosuchus terrestris*, como así también una secuencia de vértebras articuladas asignadas a *Dinilysia patagonica* (Fig. 103).



**Figura 103. Prospección en la localidad de rancho de Tripailao, Paso Córdoba (Río Negro).** A, área donde fueron hallados numerosos restos de tetrápodos, entre ellos *Dinilysia patagonica* (la flecha indica la posición exacta del ejemplar figurado en C); B, nivel correspondiente a la facies bioturbadas de Caldwell y Albino (2001), observándose un gran clasto (flecha) de cuarzo y otros más pequeños; serie articulada de varias vértebras de *Dinilysia patagonica* (C, flecha) y cráneo en vista dorsal de *Notosuchus terrestris* (D), los círculos blancos indican alguno de los clastos de variado tamaño distribuidos en la matriz.

El nivel portador de los fósiles hallados en dicha campaña está conformado por unas areniscas limosas de color rosa, conteniendo clastos de 5-10 mm embebidos en la matriz. Estos clastos no poseen composición carbonática, a diferencia de los nódulos dispersos de caliche hallados por Caldwell y Albino. Este nivel portador de los restos hallados coincide con la descripción de la facies portadora de restos de *Dinilysia* efectuada por Caldwell y Albino (2001). También fue reconocida la facies altamente bioturbada descrita por estos autores (Fig. 103B) a unos 50 metros de la zona del hallazgo del espécimen de *Dinilysia*. De acuerdo con Caldwell y Albino (2001) esta facies se encuentra profusamente bioturbada por una

serie de túbulos, observándose además una notable cantidad de clastos no carbonáticos de variado tamaño, algunos incluso con un notable tamaño (aprox. 70 mm). Es de remarcar que en los niveles donde fueron extraídos los fósiles hallados, como así también en los alrededores donde se expone la facies bioturbada, no fueron observadas estructuras sedimentarias atribuibles a depósitos eólicos (Mountney y Thompson, 2002; Mountney, 2006; Dingus et al., 2008: fig. 7).

Dos observaciones realizadas en el área de hallazgo de los restos de *Dinilysia* y otros tetrápodos contradicen la interpretación ambiental de los niveles portadores de *Dinilysia* postulada por Caldwell y Albino (2001). En primer lugar, la llamativa falta de indicios sedimentológicos propios de depósitos eólicos en toda el área prospectada. En segundo lugar, los clastos no carbonáticos de variado tamaño presentes en la matriz del nivel portador indican una baja selección, por lo que no pueden haber tenido por agente de transporte sedimentario a las tormentas de polvo propuestas por Caldwell y Albino (2001). Con respecto a las trazas fósiles del nivel altamente bioturbado, actualmente existen dudas acerca de su atribución a insectos y raíces (Jorge Genise, com. pers.), pudiendo resultar las mismas formadas en un ambiente fluvial como las observadas en otras formaciones Cretácicas aflorantes en el área (e.g. icnofacies de *Scoyenia* en la Fm Candeleros, Aramayo y Bocanegra [2003]). De hecho, la litología de la facies que contenía a los especímenes hallados, como así también la facies bioturbada, parece corresponderse con niveles formados por un agente fluvial, lo cual explicaría la presencia de clastos de diverso tamaño presentes en la matriz.

Observaciones geológicas previas realizadas por Cazau y Uliana (1972), Leanza y Hugo (2001) y Hugo y Leanza (2001a,b), indican que la depositación de las rocas (predominantemente areniscas) correspondientes a la Fm. Bajo de la carpa ocurrió en ambientes fluviales entrelazados, con la aparición de eventos pedogénicos, no haciendo mención alguna de estructuras sedimentarias asignables a depósitos eólicos. Las observaciones realizadas in situ en los niveles portadores de los materiales

hallados en la campaña de 2007 en la localidad de rancho de Tripailao concuerdan con estas observaciones, al menos en las secuencias expuestas en la localidad de rancho de Tripailao portadoras de los restos fósiles hallados.

Por lo tanto, las evidencias recuperadas en la localidad de rancho de Tripailao no dan soporte al complejo escenario ambiental propuesto por Caldwell y Albino (2001). Así, se considera más cauteloso aceptar lo sugerido por (Cazau y Uliana, 1972; Hugo y Leanza, 2001a,b), sugiriendo un ambiente continental fluvial para los niveles portadores de *Dinilysia* en la localidad de Tripailao, de acuerdo a las observaciones previas realizadas para la Formación Bajo de la carpa. Nuevos estudios de campo que contemplen análisis sedimentológicos y tafonómicos en la localidad, como así también en las demás localidades de la Fm. Bajo de la carpa donde se han hallado restos de *Dinilysia patagonica* permitirán realizar inferencias más precisas con respecto al ambiente de depositación de los niveles portadores de esta especie.

### ***Modo de vida***

El primer autor que infirió un tipo particular de modo de vida para *Dinilysia patagonica* fue Frazzetta (1970) en su trabajo acerca de la anatomía funcional de esta especie. Este autor interpretó que la disposición dorsal de las órbitas que observó en el ejemplar holotipo (MLP 26-410) era un indicativo de que *Dinilysia* fue una serpiente acuática, sugiriendo hábitos similares a los que poseen las especies del género *Eunectes*, serpiente actual de hábitos acuáticos. Según Hecht (1982) la anatomía del esqueleto postcraneano de *Dinilysia* no contradice la interpretación de un modo de vida acuático presentada por Frazzetta, sugiriendo además que el tamaño corporal inferido para *Dinilysia* (considerablemente mayor al presente en serpientes fosoriales actuales), es el único argumento en contra de un posible modo de vida fosorial para este reptil. Adicionalmente, en el anteúltimo párrafo de sus conclusiones (Hecht, 1982: 531), este autor informó que a través de una comunicación



personal, el Dr. Frazzetta le informó de su cambio de parecer acerca de su interpretación previa del modo de vida acuático en *Dinilysia*, sugiriéndole un hábito de vida semifosorial, similar al presente en el booideo *Aspidites*.

Ya en tiempos más recientes, Caldwell y Albino (2001) y Albino y Caldwell (2001) pusieron a prueba la interpretación de Frazzetta (1970) acerca de un modo de vida acuático para *Dinilysia*, utilizando como evidencia observaciones de la región ocular de varios taxones de serpientes actuales. Estos autores llegan a la conclusión de que la disposición de las órbitas en las serpientes no es un parámetro útil para adjudicar con certeza un modo de vida acuático. Además, mencionan que la disposición dorsal de las orbitas observada por Frazzetta (1970) puede deberse a un grado no conocido de distorsión tafonómica. En otro párrafo Caldwell y Albino (2001: 215) aseguran que Hecht (1982) infirió hábitos de vida semifosoriales para *Dinilysia* a través de la morfología vertebral. Como se dijera anteriormente, esta inferencia no resulta propiedad de Hecht (el cual no realizó ninguna inferencia acerca del modo de vida de *Dinilysia*), resultando una comunicación personal con Frazzetta. De esta manera, Caldwell y Albino (2001) con base en la comunicación personal de Frazzetta (Hecht, 1982), su reconstrucción paleoambiental de la localidad de rancho de Tripailao, y la refutación de la inferencia de hábitos acuáticos previamente propuesta por Frazzetta (1970), infieren que *Dinilysia* constituyó una especie terrestre de superficie que vivió en un ambiente similar a un desierto, aprovechando los substratos poco consolidados presentes para ocultarse.

Debido a la falta de sustento para la reconstrucción ambiental de la Formación Bajo de la carpa expuesta por Caldwell y Albino (2001), y a la falta de correlatos anatómicos concretos en el esqueleto, no existen argumentos sólidos para atribuir un modo de vida particular a *Dinilysia*. Lamentablemente, desconocemos en gran medida la región rostral de este taxón, sección del cráneo portadora de estructuras claramente referibles a la utilización de la cabeza como órgano locomotor, único correlato osteológico que permitiría conocer con más certeza si *Dinilysia* fue o no un

reptil fosorial. De acuerdo con Hecht (1982), el considerable tamaño corporal (corroborado empíricamente en esta tesis) como así también la morfología de las espinas neurales, indican que *Dinilysia* no fue una especie de hábitos fosoriales. Mas allá de esto, las evidencias aportadas por la geología y las condiciones tafonómicas observadas en los especímenes exhumados en la localidad de rancho de Tripailao, permiten inferir con cierta seguridad que *Dinilysia* habitó al menos en un ambiente continental asociada a cursos fluviales. Son varias las localidades donde se han hallado restos de *Dinilysia*, incluso algunas distantes varios kilómetros entre sí (ver Cap. 4.1), con lo cual no puede descartarse que este reptil haya ocupado distintos ambientes dentro de la cuenca. Reforzando esta última posibilidad, debe tenerse en cuenta que se han registrado especímenes de *Dinilysia* en la Formación Anacleto (Albino, 2007; Scanferla y Canale, 2007), la cual suprayace a la Fm. Bajo de la carpa y exhibe características sedimentarias diferentes (ver Hugo y Leanza, 2001), muy probablemente generadas por otros ambientes de depositación a los presentes en esta última unidad sedimentaria.

## **7.2 Aspectos funcionales relacionados con la alimentación de *Dinilysia patagonica***

La falta de miembros y la elongación corporal impone importantes retos para la predación y el posterior procesamiento de las presas. Algunos grupos de vertebrados ápodos (e.g. scíncidos) se caracterizan por la estrategia de ingerir pequeños ítems, mientras que otros (e.g. anfisbaenidos) predan sobre grandes presas y luego cortan con sus mandíbulas trozos pequeños mas fácilmente digeribles. Sin embargo, las serpientes adquirieron durante su evolución la capacidad de ingerir grandes presas enteras de manera infrecuente, logrando esto a través de una dramática reestructuración del esqueleto cefálico.

En esta sección se analizarán dos aspectos relacionados con la manera en que *Dinilysia patagonica* manipuló e ingirió sus presas. Por un

lado se analizará la adquisición del comportamiento de constricción, el cual posee rasgos anatómicos difícilmente reconocibles en el esqueleto de las serpientes (ver Ruben, 1977a,b; Greene y Burghardt, 1978), por lo que se utilizará la aproximación metodológica del “extant phylogenetic bracket” propuesta por Witmer (1995). En segundo lugar, utilizando como principal fuente de información el exhaustivo análisis anatómico expuesto en el Cap. 4, se discutirán aspectos sobre la mecánica craneana durante el transporte intra-oral que pudo haber poseído *Dinilysia*.

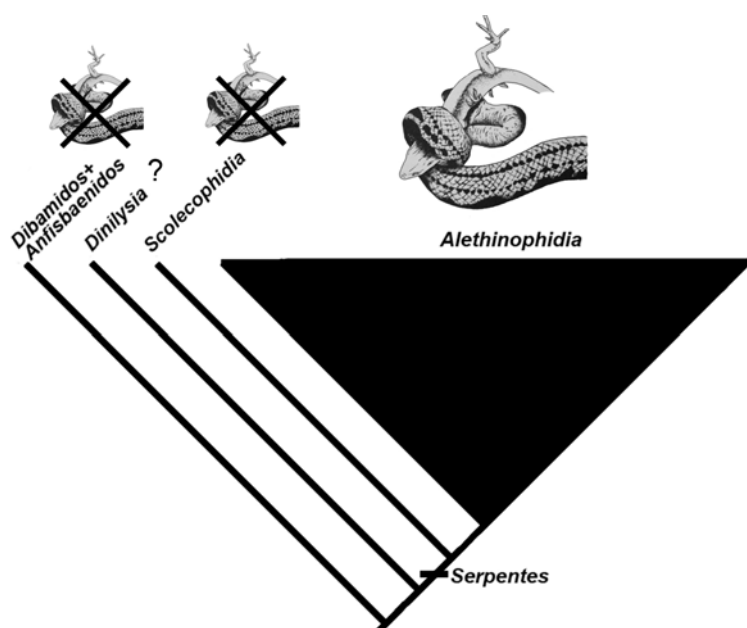
### ***Constricción***

Exceptuando a los Scolecophidia (serpientes que predan sobre larvas y adultos de insectos ) y a las especies de Alethinophidia consumidoras de invertebrados, la constricción se encuentra ampliamente distribuida en las serpientes (Greene, 1983; Cundall y Greene, 2000). Este comportamiento complejo propio de las serpientes consiste en la inmovilización de la presa mediante el enrollamiento del cuerpo de la serpientes sobre la presa, ejerciendo presión en dos o más puntos sobre el cuerpo de la misma (Greene y Burghardt, 1978). La constricción permite subyugar a las presas y evitar daños que puedan inferir éstas durante la captura y manipulación sobre el cuerpo de las serpientes (Greene, 1983, 1997; Shine y Schwaner, 1985).

Para analizar el origen de este particular comportamiento, varios autores realizaron diferentes conjeturas utilizando taxones basales de serpientes, siendo *Dinilysia patagonica* el taxón fósil frecuentemente empleado en dichos análisis. Basándose principalmente en la robustez de las mandíbulas y a la escasez de presas de metabolismo endotérmico que podrían haber estado presentes durante el Cretácico, Frazzetta (1970) sugirió que *Dinilysia* no era una serpiente constrictora, y utilizaba la fuerza de la mordida para inmovilizar y matar a sus presas. Sin embargo, Greene y Burghardt (1978) y Greene (1983) encuentran que este argumento no resulta válido, ya que numerosos aletinofidios utilizan la constricción para subyugar presas de metabolismo ectotérmico. Además,

Cundall y Greene (2000) sostienen que la robustez del aparato mandibular tampoco es un argumento válido para descartar la constricción en *Dinilysia*, debido a que serpientes con una fuerza mandibular considerable (e.g. *Cylindrophis*) utilizan la constricción durante la manipulación de sus presas. Por último, Weishampel (1995) en su trabajo acerca de la utilización de filogenias para realizar inferencias funcionales en taxones fósiles, optimiza el comportamiento de constricción sobre dos filogenias propuestas para Serpentes, en las cuales *Dinilysia* se encuentra posicionada dentro de Alethinophidia (y por lo tanto infiriendo así constricción en este taxón), o como el grupo hermano de Alethinophidia (infiriendo no constricción).

Anatómicamente, existen muy pocos datos acerca de los rasgos particulares de las serpientes que propician la constricción, citándose el alto número de vértebras y segmentos de musculatura epiaxial cortos (Ruben, 1977a,b). Por lo tanto, desde el punto de vista osteológico se necesitan mas estudios que exploren posibles correlatos osteológicos de este comportamiento, con los cuales se podrá inferir la existencia o no de este comportamiento en taxones fósiles.



**Figura 104. Optimización del comportamiento de constricción sobre la hipótesis filogenética obtenida en esta tesis.**

Siguiendo la aproximación metodológica empleada por Weishampel (1995),

la cual consiste en el “extant phylogenetic bracket” propuesto por Witmer (1995), si se optimiza la constricción en la filogenia obtenida en esta tesis, se obtiene como resultado que *Dinilysia patagonica* no habría sido una especie constrictora (Fig. 104), ya que no existen evidencias de constricción en los saurios ápodos Amphisbaenia y Dibamidae, como así tampoco en las serpientes basales Scolecophidia (Greene y Burghardt, 1978). De esta manera se plantea el siguiente interrogante: ¿cómo realizaba *Dinilysia* la captura y subyugue de sus presas? Esta fase de la alimentación en los predadores resulta vital, ya que evitar contraataques y lesiones por parte de la presa resulta una presión selectiva considerable (Dawkins y Krebs, 1979).

Aunque la constricción es considerada una notable ventaja adaptativa para la captura y manipulación de grandes ítems, la predación sobre grandes presas puede ser realizada a través de diferentes mecanismos sin la utilización de este complejo comportamiento. Existen algunas observaciones acerca del comportamiento de captura de presas en los saurios serpentiformes Amphisbaenia, las cuales sugieren que estos lagartos fosoriales capturan y someten a presas de tamaño considerable utilizando fuertes mordidas acompañadas de la rotación axial del cuerpo (Gans, 1966, 1969, 1974; Schwenk, 2000). Observaciones personales realizadas sobre la alimentación del saurio ápodo *Ophiodes* (Anguidae) coinciden con lo observado en los Amphisbaenia. Estos saurios ápodos someten a sus presas de mayor tamaño a través de mordidas sucesivas y giros corporales, los cuales a su vez matan a la presa desmembrándola contra el substrato, ingiriendo luego los restos trozados. Adicionalmente, existen saurios serpentiformes que despliegan una serie de adaptaciones para consumir grandes presas sin sufrir lesiones. Wall y Shine (2007) describen una serie de adaptaciones comportamentales y anatómicas para el saurio ápodo *Lialis burtonis* (Pygopodidae), el cual se alimenta de presas de aproximadamente el 50 % de su masa corporal, careciendo de secreciones tóxicas y de constricción. Estas adaptaciones incluyen la retracción ocular durante el ataque y manipulación oral, la variación a

voluntad de la precisión del ataque de acuerdo al tamaño de la presa, y el retraso de la ingesta de la misma hasta su incapacitación total.

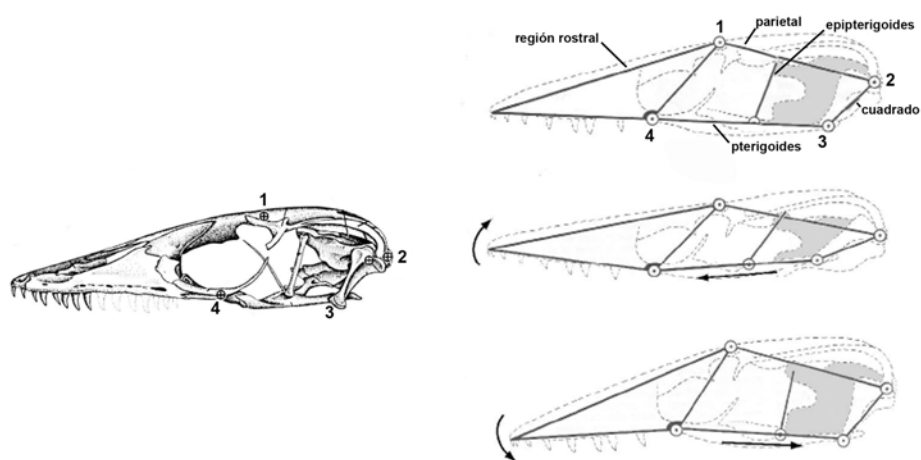
Frazzetta (1970) remarcó la considerable fuerza que pudo haber poseído la mordida en *Dinilysia*, infiriendo que este reptil pudo haber capturado y engullido sus presas utilizando ésta. Lamentablemente, estas propuestas no pueden ser testeadas con la información actualmente disponible, aunque es posible que *Dinilysia* haya utilizado alguno o una combinación de estos mecanismos para capturar y subyugar a presas de tamaño considerable en ausencia de la constricción.

### ***Transporte intra-oral***

La mayoría de los reptiles escamados transportan el alimento dentro de la cavidad oral a través de un sistema hiolingual, utilizando un movimiento cíclico consistente en la protracción-retracción de la lengua y el aparato hioideo en coordinación con la mandíbula, logrando así ingresar el alimento a la boca y transportarlo hacia la faringe (Schwenk, 2000). Algunos grupos (e.g. Varanidae) utilizan como complemento o reemplazo total de este sistema hiolingual a un sistema cráneo-inercial que consiste en la incorporación del alimento a través de rápidos movimientos de la cabeza, observándose una concomitante reducción de la superficie de la lengua, habiéndose relacionado esta reducción a la disminución de la fricción de ésta contra el alimento (McDowell, 1972; Schwenk, 1988). Hasta el momento, son pocos los datos acerca del tratamiento oral de los alimentos que efectúan los saurios ápodos. Existen algunas referencias acerca de los *Amphisbaenia* (Gans, 1966, 1969, 1974; Schwenk, 2000), las cuales sugieren que estos saurios fosoriales tragan a sus presas a través de un sistema hiolingual al igual que en los demás saurios, aunque con dos diferencias remarcables con respecto a otros grupos: los grandes ítems alimenticios son trozados utilizando la fuerza de la mordedura junto a rotaciones del cuerpo, y la captura e ingestión de los mismos parecen ser dos procesos separados.

Este sistema hiolingual se encuentra acompañado por la kinesis craneana. Según el aspecto meramente anatómico, existen cuatro tipos principales de kinesis en lepidosaurios: 1) estreptostilia, consistente en los movimientos del cuadrado con respecto al resto del cráneo (suspensorio), 2) metakinesis, desarrollada entre el neurocráneo y el esqueleto cefálico dérmico (principalmente con el parietal), 3) mesokinesis, movimiento de la región rostral del cráneo en relación a la porción posterior (parietal) del cráneo, y 4) prokinesis, la cual es propia de las serpientes Macrostromata y consiste en los movimientos independientes de los elementos rostrales con respecto al resto del cráneo. Sin embargo, existe una diferencia significativa del concepto de kinesis basado en el análisis anatómico y los movimientos kinéticos inferidos a partir de estudios morfofuncionales experimentales. Bajo la perspectiva funcional, la estreptostilia no es considerada estrictamente como una kinesis, siendo usualmente tratada de manera separada. Con respecto a la metakinesis, hasta el momento no existe evidencia directa que indique la existencia de este movimiento (ver Schwenk, 2000). Por consiguiente, el movimiento más importante que poseen los Squamata resulta ser la mesokinesis. Durante este movimiento intracraneano, se produce un desplazamiento del pterigoides en dirección anterior, deslizándose a través del proceso basipterigoideo y generando una flexión entre el rostro y el bloque neurocraneano en la sutura frontal-parietal (Fig. 105). Al moverse estos dos bloques debe necesariamente existir a su vez una flexión del paladar en la sutura palatino-pterigoides. Estos movimientos pueden mover o no al hueso cuadrado anteroposteriormente, existiendo varios estudios experimentales que indican la independencia del cuadrado durante los movimientos mesokinéticos (Schwenk, 2000). Según Frazzetta (1962) la mesokinesis es una adaptación del aparato bucal para mejorar la prehensión de presas activas, ya que los elementos craneanos dentados cambian su posición para fijar mejor a la presa. Mas allá de que el modelo de palancas encadenadas utilizado por Frazzetta (1962) para explicar dicha hipótesis ha sido discutido por algunos anatomistas (e.g. Iordansky, 1990), esta

hipótesis posee un fuerte soporte en datos experimentales y observaciones de campo (Schwenk, 2000).

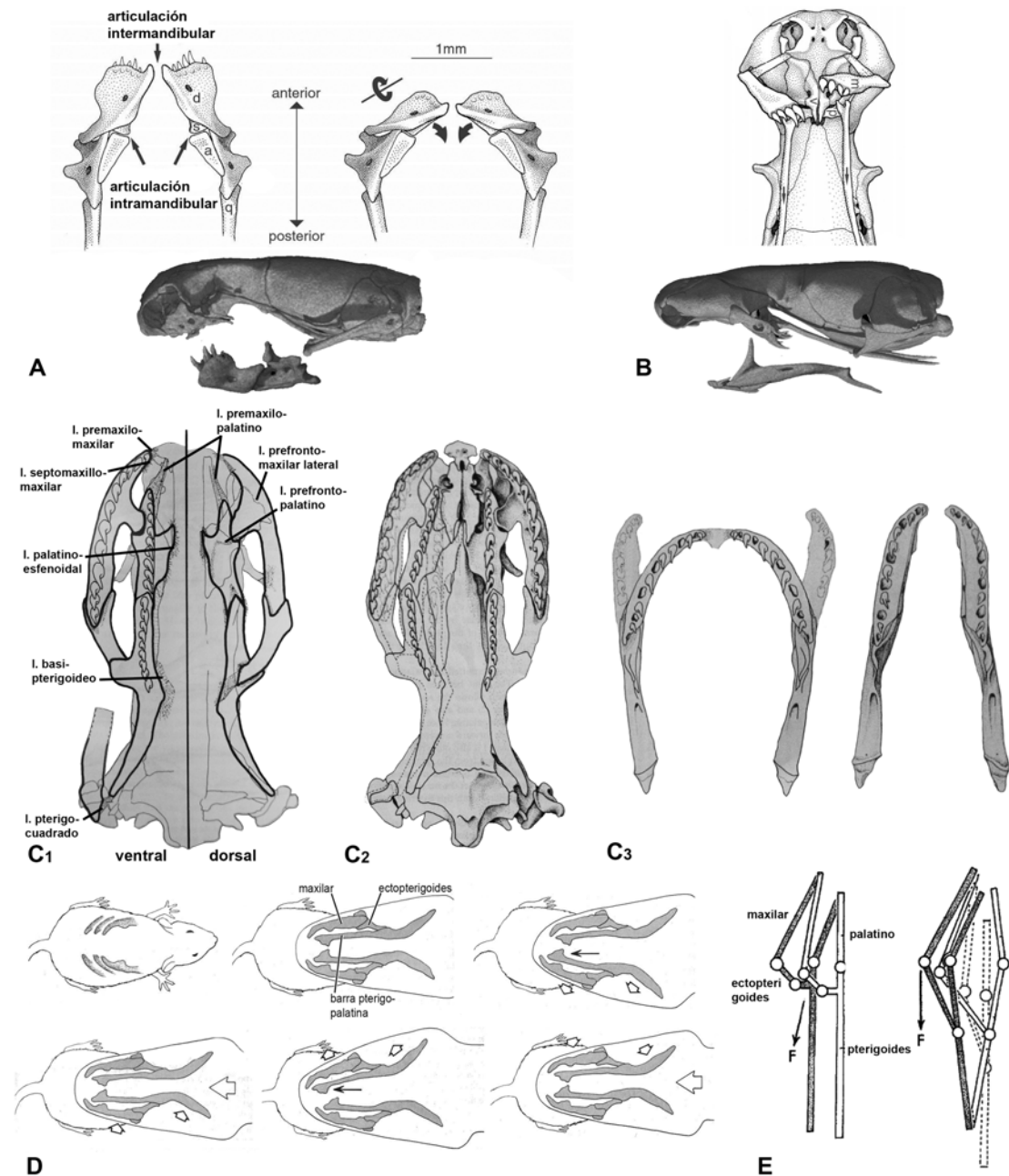


**Figura 105. Modelo propuesto por Frazzetta (1962) de palancas encadenadas para la mesokinesis (modificado de Metzger, 2002). 1, articulación frontal-parietal; 2, articulación cuadrado-suspensorio; 3, contacto cuadrado-pterigoides; 4, contacto palatino-pterigoides.**

Contrastando claramente con el resto de los Squamata, las serpientes perdieron durante su evolución el sistema hiolingual de engullido de presas presente en saurios, como así también los movimientos mesokinéticos. En reemplazo del mecanismo hiolingual, las serpientes utilizan sistemas cráneo-inerciales, los cuales consisten en movimientos alternados de los elementos cefálicos dentados a ambos lados de la boca, transportando grandes presas enteras a través de su cavidad oral (Cundall y Greene, 2000). Dentro de las serpientes, sin embargo, existe una diversidad morfofuncional remarcable en el sistema de transporte intra-oral presente en cada grupo, habiéndose reconocido tres tipos principales (Cundall y Greene, 2000), los sistemas de transporte laterales, lateromediales y mediales.

Las serpientes actuales más basales, los Scolecophidia, poseen un sistema de transporte intra-oral lateral, el cual consiste en utilizar los elementos dentados laterales (maxilar o dentario) como rastrillo para arrastrar las presas hacia el esófago (Kley, 2001). Es de notar que estas pequeñas serpientes fosoriales carecen de dientes en la barra pterigo-palatina. Así, los Leptotyphlopidae (que carecen de dientes en el maxilar)





**Figura 106. Transporte intraoral en serpientes actuales. A, “rastrillo mandibular” de Leptotyphlopidae; B, “rastrillo maxilar” de Typhlopidae (A y B modificado de Kley, 2001); C, *Cylindrophis ruffus*, principales ligamentos de la barra pterigo-palatina (C1), máxima traslación de la barra pterigopalatina (C2), y (C3) “rastrillo mandibular” (modificado de Cundall, 1995); D, “pterygoid walk” presente en los Macrostromata (modificado de Gans, 1974); E, diferencias entre el transporte lateromedial (izquierda) y el transporte medial (derecha).**

utilizan sus mandíbulas de manera sincrónica flexionando las mismas, teniendo como punto de pivot la articulación intramandibular (Fig. 106A). Los Typhlopidae, grupo que no posee dientes en la mandíbula, utilizan movimientos asincrónicos de los maxilares a modo de rastrillo para

ingresar el alimento a la cavidad oral (Fig. 106B). Aunque no se han analizado representantes de Anomalepididae (con dientes en el maxilar y el dentario, Rieppel et al., 2009), es muy probable que utilicen ambos sistemas. Este minucioso y extenso estudio llevado a cabo por Kley (2001) demostró claramente que los movimientos unilaterales que caracterizan a la gran mayoría de las serpientes no están presente en los Scolecophidia, indicando que la aparición de los complejos movimientos intra-orales lateromediales y mediales son propios de los Alethinophidia, propiciados por la aparición de hileras dentarias en el palatino y el pterigoides.

Hasta el momento, es muy poco lo que sabemos acerca de los movimientos intra-orales en Alethinophidia, siendo aún mayor nuestro desconocimiento acerca de los taxones más basales de este clado. Gracias al minucioso estudio realizado por Cundall (1995) sobre el modo de alimentación de *Cylindrophis*, conocemos algunos aspectos sobre la transición entre los modos de transporte intra-oral laterales de los Scolecophidia y los sistemas lateromediales y mediales presentes en las serpientes más derivadas (Macrostromata). Este autor observó en *Cylindrophis* una kinesis craneana levemente mayor que la presente en saurios (Fig. 106C), algo llamativo teniendo en cuenta la cantidad de modificaciones en el aparato mandibular que posee esta serpiente con respecto a los saurios. Esta reducida kinesis se debe principalmente al tipo de unión ligamentaria que poseen ciertos elementos craneanos entre sí, como por ejemplo la unión entre la barra pterigo-palatina y el basicráneo, el proceso coanal del palatino con el vomer, el palatino con el prefrontal, entre otros. Las ramas mandibulares se encuentran unidas en esta serpiente por medio de un tejido muy poco elástico, existiendo además una muy pequeña distancia entre los extremos de las mismas. Con respecto a la articulación intramandibular, esta se encuentra bien desarrollada, observándose amplios movimientos, los cuales pueden realizarse gracias a la distancia entre el dentario y el hueso compuesto, y el tejido elástico que une a ambos. Esto permite amplios movimientos bilaterales sincrónicos de

la mandíbula, de manera similar a los descritos por Kley (2001) para los Leptotyphlopidae.

Sobre la base de estas observaciones antes resumidas, Cundall (1995) desarrolló un modelo de transporte intra-oral de los alimentos para *Cylindrophis* (y probablemente aplicable a otros aletínofidios basales) denominado “snout shifting”, el cual representa al típico sistema de transporte intra-oral lateromedial. Este sistema implica una mínima traslación unilateral de la barra pterigopalatina, la cual se encuentra acompañada por el movimiento de la región anterior de la cabeza de lado a lado, sumado a la flexión intramandibular sincrónica. De esta manera, Cundall sugirió que el sistema de transporte intra-oral presente en *Cylindrophis* representa un estadio funcional intermedio entre los saurios y los Macrostromata.

En los Macrostromata (e.g. Boidae) las conexiones ligamentarias que limitaban en gran medida los movimientos del aparato palato-maxilar en aletínofidios basales se vuelven más laxas. Las principales conexiones que se vuelven más elásticas son la barra pterigo-palatina y el vomer, el premaxilar y el maxilar. Además, aumenta considerablemente la longitud el ligamento intermandibular, aumentando la distancia entre las ramas mandibulares, acompañado por un cambio histológico de este ligamento, el cual lo convierte en una estructura mucho más elástica (Bellairs, 1984; Young, 1998). Además de esto, aparecen los movimientos prokinéticos, los cuales se encuentran permitidos gracias a la liberación de los huesos rostrales del resto del cráneo. Estos movimientos permiten que el bloque rostral pueda rotar sobre su eje longitudinal, lo cual permite el movimiento independiente de cada barra palato-maxilar (Frazzetta, 1966; Cundall y Shardo, 1995). Estas transformaciones generaron un mayor grado de traslación de los elementos del aparato palato-maxilar, permitiendo la ampliación de los movimientos unilaterales de las barras pterigo-palatinas, como así también una ampliación del diámetro de la cavidad oral.

En los Colubroides, aparece el transporte intra-oral medial, también denominado “pterygoid walk” por Boltz y Ewer (1964), el cual se diferencia del transporte lateromedial por una mayor independencia del maxilar con respecto a la barra pterigo-palatina (Fig. 106D-E). Esta independencia se logra gracias al elongamiento del ectopterigoides y a un contacto más laxo entre el proceso lateral del palatino y el maxilar. En los movimientos lateromediales, la barra pterigo-palatina tienden a moverse al unísono con el maxilar (conectados ambos por el ectopterigoides). En el transporte medial, el maxilar junto al ectopterigoides se mueven caudalmente, mientras la barra pterigo-palatina queda fija en la presa.

Por lo anteriormente expuesto, es evidente que lo que se conoce de la evolución del transporte intra-oral en las serpientes proviene del estudio de las formas actuales. Esto es debido principalmente a la falta de cráneos completos de especies fósiles que permitan conocer cuales fueron las transformaciones que se sucedieron para lograr los dramáticos cambios estructurales en el sistema mandibular de las serpientes. Nuevamente, gracias a la cantidad y calidad de los cráneos preservados, *Dinilysia* emerge como una pieza clave para explorar acerca de los cambios que se sucedieron en este capítulo fundamental de la evolución de las serpientes.

Frazzetta (1970) analizó la kinesis craneana y los mecanismos de transporte intra-oral que pudo haber poseído *Dinilysia patagonica*, utilizando la información anatómica aportada por el reestudio del material holotipo que realizaran Estes et al. (1970). En ese trabajo Frazzetta realiza una enumeración de los principales puntos de contacto entre elementos craneanos que intervienen en la kinesis craneana relacionada con el transporte intra-oral.

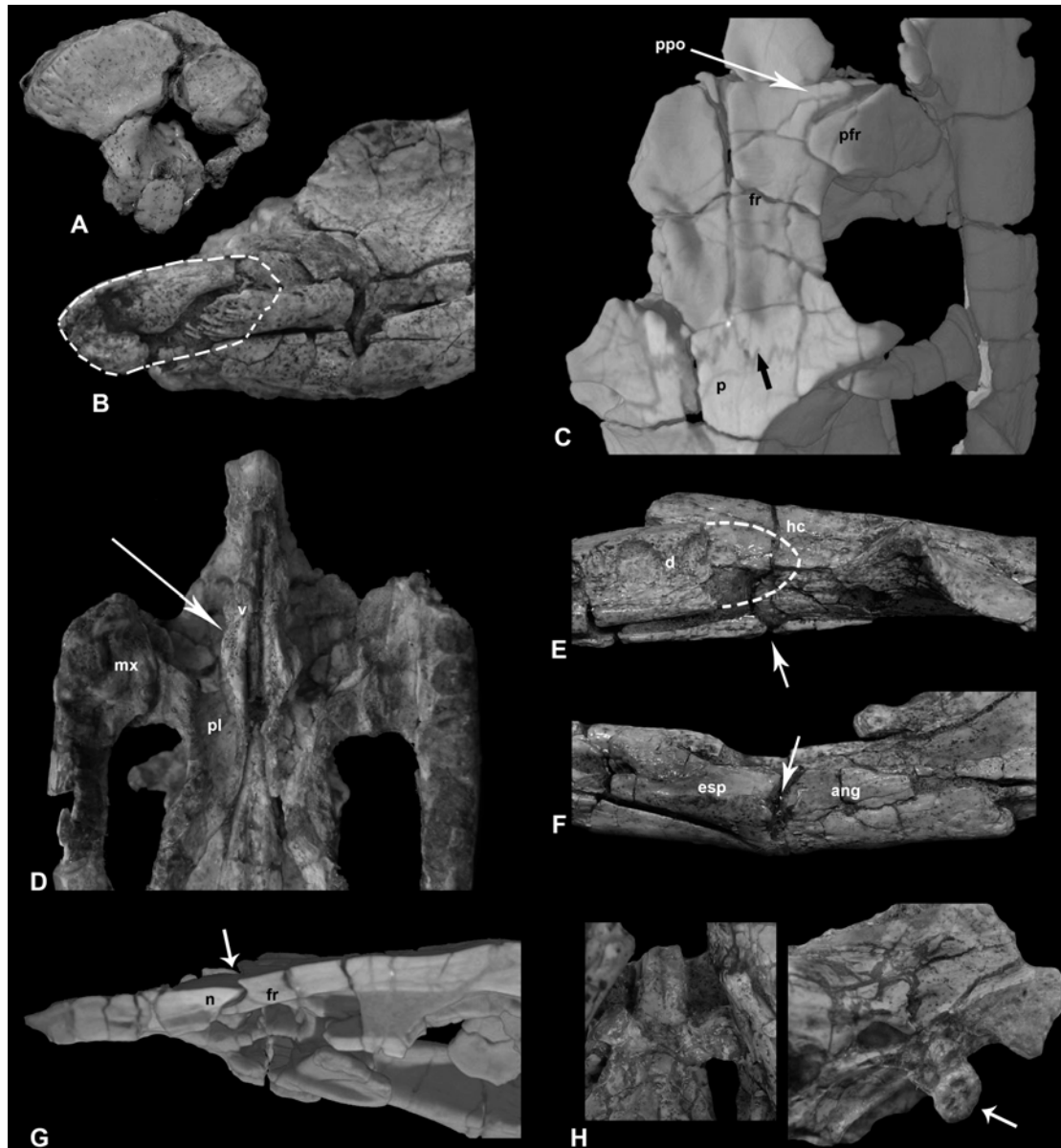
Según Frazzetta durante la captura de la presa, las barras palato-maxilares de *Dinilysia* poseían la capacidad de desplazarse en dirección anterior. De producirse este movimiento, tanto el maxilar como la barra pterigo-palatina empujarían a los elementos rostrales (vomer, septomaxilar, premaxilar y nasal) hacia delante y arriba. De esta manera, el prefrontal, ubicado por este autor en posición anterolateral al frontal,

debió rotar en sentido dorsomedial. Durante este movimiento del aparato palato-maxilar, el cuadrado debió haberse desplazado muy poco, pudiéndose desplazar el pterigoides necesariamente a través de una laxa conexión entre su extremo posterior y la región medial del cóndilo mandibular del cuadrado. A su vez, el maxilar al ser empujado hacia delante, necesitaría que los elementos de la barra postorbitaria (se consideraba que el proceso ventral del postorbitario era un yugal relictual, Caldwell y Albino [2002]) se flexionaran mediante sus articulaciones para permitir la inclinación del maxilar. El maxilar, al contar con una estrecha unión con el premaxilar, generaría que los elementos rostrales sean empujados hacia arriba. Este movimiento de la región rostral se vería potenciado por la conexión ligamentaria entre el nasal y el prefrontal, como así también por el empuje hacia delante producido por el palatino sobre el vomer. Según Frazzetta, este movimiento hacia arriba del complejo rostral estaría permitido no sólo por la rotación del nasal sobre el frontal, sino además por una leve flexión de la región posterior del nasal, el cual según este autor posee un delgado espesor en esa región. Por último, este autor dejó planteada la posibilidad de ciertos movimientos unilaterales del aparato palato-maxilar, los cuales se verían levemente permitidos por la posible flexibilidad de la región rostral anterior. Sobre este análisis, Frazzetta infirió para *Dinilysia* un tipo de transporte intra-oral lateromedial en el cual las barras palato-maxilares se desplazarían bilateralmente, aunque probablemente con un componente unilateral mínimo de los aparatos palato-maxilares izquierdo y derecho.

Esta interpretación probablemente haya estado influenciada por su exhaustivo trabajo sobre la kinesis en *Python* (Frazzetta, 1966). No obstante, bajo las nuevas observaciones realizadas en esta tesis en base a nuevos ejemplares, esta mecánica craneana inferida por Frazzetta para *Dinilysia* resulta demasiado “kinética”. A continuación se revisará el modelo de transporte intra-oral planteado por Frazzetta para *Dinilysia*.

De acuerdo con el análisis anatómico realizado en el Cap. 4, existen varios impedimentos anatómicos para el modelo planteado por Frazzetta.

El palatino, según las nuevas observaciones del ejemplar holotipo, se encuentra articulado al vomer (contra Frazzetta, 1970) mediante un importante contacto en forma de “pinza” similar al presente en saurios (Fig. 107D). Este tipo de contacto no permitiría desplazamientos entre estos dos elementos, como ocurre en mayor o menor medida en serpientes actuales donde estos elementos se encuentran yuxtapuestos. El proceso maxilar del palatino posee una amplia superficie de contacto con el maxilar (contra Frazzetta, 1970), similar al presente en saurios, limitando en gran medida la traslación del maxilar durante la rotación transversal. El contacto prefrontal-frontal resulta muy similar al presente en saurios, siendo éste de posición netamente lateral, debido a la presencia de un importante proceso preorbitario del frontal que cubre al prefrontal anteriormente (Fig. 107B). De esta manera, los movimientos de rotación propuestos por Frazzetta para el prefrontal no resultan posibles, como así tampoco la unión ligamentaria de este hueso con el nasal propuesta por este autor. Otro punto conflictivo es la barra postorbitaria, la cual en *Dinilysia* está conformada sólo por el hueso postorbitario. Este elemento se expande notablemente en su extremo ventral, exhibiendo un amplio contacto con el maxilar. Así, la barra postorbitaria no podría haberse flexionado como supuso Frazzetta, existiendo la posibilidad de que el postorbitario haya poseído un mínimo movimiento en su sector dorsal, en la zona de contacto con el parietal-postfrontal. Según la información obtenida mediante tomografía de rayos X, la estructura del nasal en la región de contacto con el frontal no resulta delgada como sugiere Frazzetta, por lo que resulta improbable que el nasal haya podido flexionarse en esa región. Sin embargo, el contacto entre el nasal y el frontal posee características muy particulares. Al igual que en la gran mayoría de los Squamata, en *Dinilysia* el sector más posterior del nasal se superpone al hueso frontal, con la diferencia de que el frontal de *Dinilysia* exhibe un borde anterior notablemente cóncavo, dentro del cual se aloja el borde convexo posterior del nasal (Fig. 107C). Este tipo de contacto entre estos dos elementos permitiría un posible punto de flexión para los



**Figura 107. Principales puntos de kinesis de *Dinilysia patagonica*. A, cuadrado derecho del ejemplar MACN-RN 1014 en vista medial; B, vista lateral del suspensorio derecho del ejemplar MACN-RN 1013 (líneas punteadas indican el probable área de fijación del cuadrado); C, corte horizontal del ejemplar MACN-RN 103, mostrando el proceso preorbitario del frontal (ppo) y la sutura frontal-parietal (flecha); D, vista ventral de la región palatina del ejemplar MLP 26-410, mostrando la articulación entre el palatino y el vomer (flecha); vista dorsal (E) y medial (F) de la región media de la mandíbula derecha del ejemplar MACN-RN 1013, mostrando la articulación intramandibular (flechas); G, corte sagital del ejemplar MACN-RN 1013 mostrando la articulación entre nasal y frontal (flecha); H, vista ventral y lateroposterior de la región basipterygoidea del ejemplar MPCA-PV 527 (la flecha indica la faceta articular del proceso basipterygoideo derecho).**

movimientos dorsales de la región rostral durante la protracción de las barras palato-maxilares. El cuadrado posee una extensa área lateral de

contacto con el supratemporal, además del contacto en el sector posterior que el proceso supraestapedial posee con el extremo posterior del supratemporal (Fig. 107<sup>a</sup>-B). Esto habría limitado notablemente los movimientos anteroposteriores y laterales del cuadrado con respecto al cráneo, reduciendo drásticamente la estreptostilia en *Dinilysia*. Según el modelo de mesokinesis presentado por Frazzetta (1962), la protracción de la barra pterigo-palatina se encuentra acompañada por un movimiento en la misma dirección del cuadrado (estreptostilia). Sin embargo, actualmente existen varios datos experimentales en los cuales los movimientos estreptostílicos del cuadrado frecuentemente ocurren de manera independiente a la traslación de la barra pterigo-palatina (Schwenk, 2000: 255, y bibliografía allí citada). De esta manera, la escasa estreptostilia que debe haber poseído *Dinilysia* no necesariamente pudo ser un impedimento para la traslación anteroposterior del pterigoides-palatino.

En el ejemplar holotipo de *Dinilysia patagonica*, sobre el cual Frazzetta basó todas sus inferencias biomecánicas, la deficiente preservación de ambas hemimandíbulas no permite visualizar la articulación intramandibular. Como se describiera extensamente en el Cap. 4.1, esta articulación se encuentra conspicuamente desarrollada, exhibiendo idénticas características a la presente en serpientes actuales. Así, existe un importante espacio entre el proceso dentígero-proceso posterior ventral del dentario y el hueso compuesto (Fig. 107E-F), principal característica junto a la elasticidad del tejido conectivo presente en esa área que permite la flexión intramandibular en *Cylindrophis* y probablemente en el resto de las serpientes (Cundall, 1995; Rieppel y Zaher, 2000). Además, el contacto angular-esplenial resulta en una articulación amplia entre estos dos elementos, al igual que la condición presente en serpientes (Rieppel y Zaher, 2000). Según Frazzetta (1970:215) los extremos anteriores de las ramas mandibulares se encontraban separados, no existiendo una sínfisis rígida. Las serpientes basales (Scoleophidia, Anilioideos) poseen una distancia mínima entre los

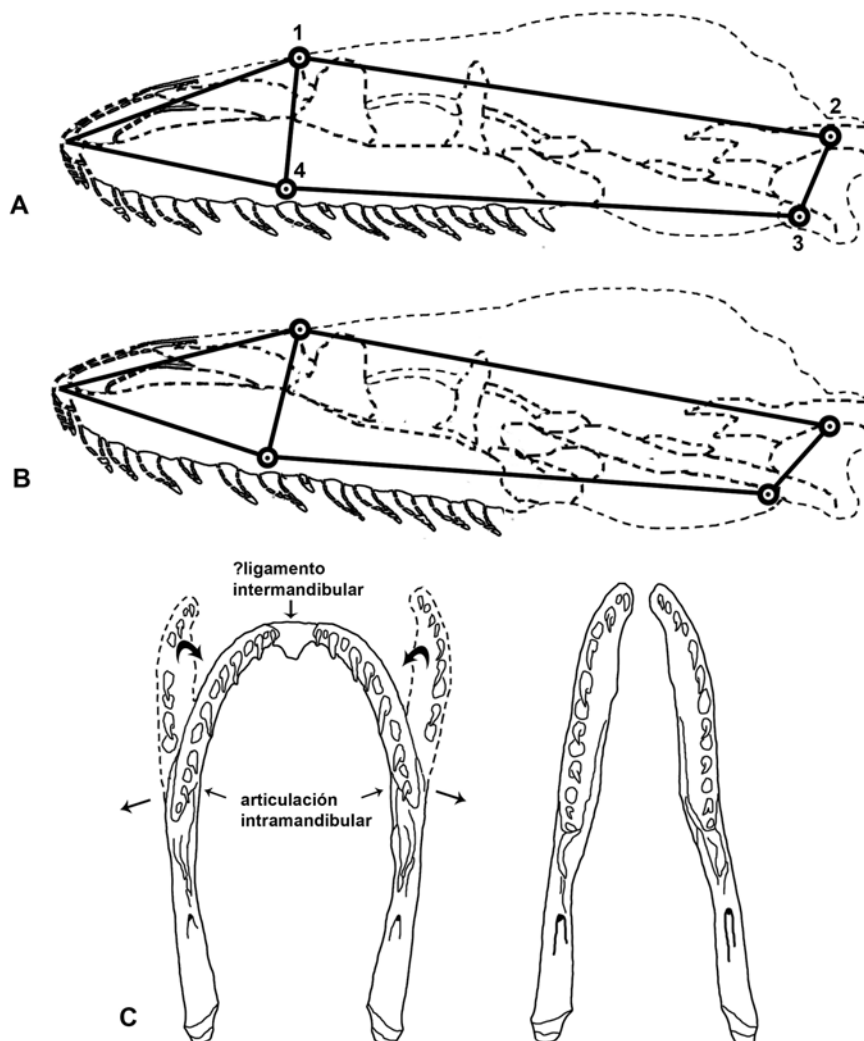


extremos anteriores de las ramas mandibulares. Por lo tanto, es plausible considerar que existió una distancia mínima entre las ramas mandibulares de *Dinilysia*, tanto como una pequeña sínfisis unida por ligamentos como muy probablemente poseyó *Najash* (ver Cap. 3) o mediante un corto y robusto ligamento intermandibular similar al presente en los *Scolecophidia* y *Alethinophidia* basales como *Cylindrophis* (Cundall, 1995; Young, 1998).

Sobre la base de lo anteriormente detallado, el cráneo de *Dinilysia* posee fuertes similitudes con el resto de los escamados *Scleroglossa* mesokinéticos, aunque deben remarcarse dos puntos fundamentalmente diferentes. En primer lugar, *Dinilysia* posee una conspicua sutura dentada entre el parietal y el frontal (Fig. 107C), la cual impediría la flexión del segmento rostral entre estos dos huesos al producirse la protracción del aparato palato-maxilar, al menos de la manera como sucede en saurios actuales mesokinéticos. Según el análisis previamente realizado, de producirse esta traslación el punto de pivote de la flexión de la región rostral se ejercería en la articulación nasal-frontal, favorecido por el particular tipo de contacto nasal-frontal descrito mediante las imágenes topográficas efectuadas sobre el ejemplar MACN-RN 1013. La otra diferencia notable es la presencia de una articulación intramandibular, ausente en los *Squamata* actuales, con excepción de los *Mosasauroidea* (ver Rieppel y Zaher [2000] con respecto a su homología).

Por lo anteriormente expuesto, se propone que *Dinilysia* poseyó una kinesis craneana muy reducida (Fig. 108), mucho menor a la propuesta por Frazzetta (1970). Esta kinesis habría estado conformada por mínimos movimientos de protracción-retracción de las barras palato-maxilares, las cuales habrían generado un empuje en dirección dorsal y anterior del rostro. Este movimiento del rostro generaría un necesario punto de flexión entre éste y el resto del cráneo, el cual al estar el contacto frontal-parietal conformado por una sutura rígida, debió efectuarse en el contacto nasal-frontal. Como fuera descrito más arriba (ver Cap. 4.1) la morfología de estos dos elementos permitiría dicha flexión. La estreptostilia debe haber

estado sumamente afectada debido a la superficie de contacto lateral (condilo cefalico), como así también por su contacto transversal (proceso supraestapedial). Si este es el caso, la unión entre el extremo distal de la rama cuadrada del pterigoides y el sector medial del cóndilo mandibular del cuadrado debió haber sido laxa, tal como propuso Frazzetta (1970).



**Figura 108. Kinesis craneana en *Dinilysia patagonica*. A, B, modelo de palancas encadenadas de los posibles movimientos del aparato palato-maxilar inferidos en base a la nueva evidencia anatómica; C, movimiento de flexión mandibular propiciado por la articulación intramandibular. 1, contacto nasal-frontal, 2, contacto cuadrado-supratemporal, 3, contacto cuadrado-pterigoides, 4, contacto pterigoides-palatino.**

Por último, gracias al contacto angular-esplénico y al importante espacio entre las superficies de contacto entre el dentario y el hueso compuesto, presentaba la capacidad de flexión en el plano horizontal, por lo que la mandíbula muy probablemente poseyó la capacidad de flexión observada

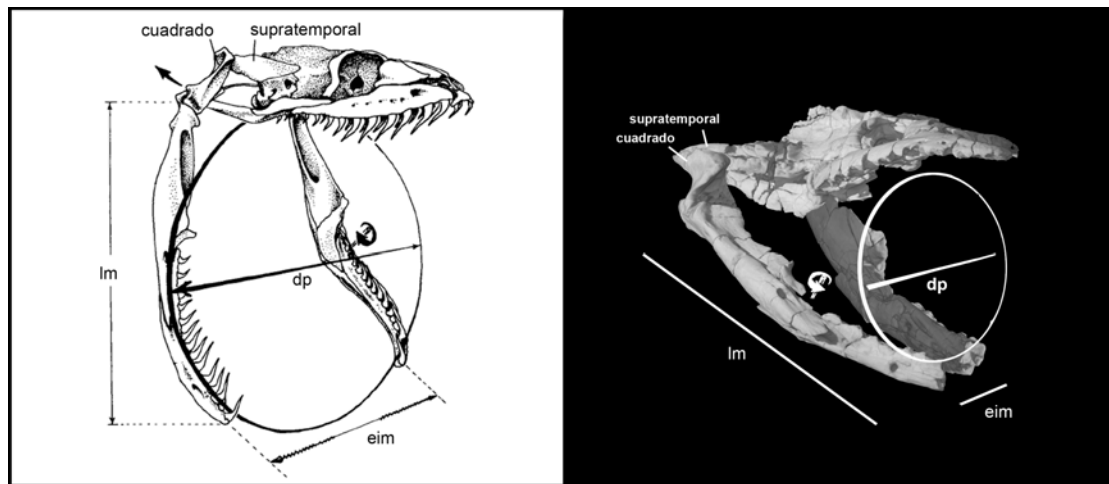
en *Leptotyphlops* y *Cylindrophis*, funcionando a modo de rastrillo para ingresar el alimento a la boca a través de flexiones sincrónicas de ambas ramas mandibulares.

Lamentablemente no existen especímenes de *Dinilysia* que hayan preservado elementos del aparato hioideo, única evidencia para conocer si este taxón poseía los elementos anatómicos propios de un sistema hiolingual para el transporte intra-oral. No obstante, la presencia de un sistema inercial como es la articulación intramandibular, sugiere que muy probablemente *Dinilysia* utilizaba estos mecanismos durante el transporte intra-oral. Teniendo en cuenta la ausencia de movimientos unilaterales del complejo palato-maxilar, el transporte intra-oral debió desarrollarse a través de movimientos alternados de lado a lado de la cabeza al igual que en algunos saurios y los Alethinophidia basales, en concomitancia con las flexiones sincrónicas de la mandíbula.

### ***Tamaño de presa***

El tamaño de los ítems alimenticios engullidos por las serpientes dependen exclusivamente del diámetro que puede adquirir la cavidad oral. Según Cundall y Greene (2000) existen tres factores craneanos que definen el tamaño potencial de la cavidad oral en serpientes. En primer lugar se encuentra la longitud mandibular, la cual se encuentra correlacionada con la longitud del cuadrado y del supratemporal. Luego se encuentran las rotaciones del cuadrado con el supratemporal y el dentario con el hueso compuesto, y por último la longitud y capacidad de estiramiento de los tejidos intermandibulares.

La distancia entre las ramas mandibulares en *Dinilysia* probablemente haya sido mínima. Sin embargo, de los parámetros propuestos por Cundall y Greene (2000), *Dinilysia* exhibe una importante proyección posterior del suspensorio a través del proceso paraoccipital junto al supratemporal, sumado a una considerable longitud mandibular,



**Figura 109.** Elementos que definen la apertura bucal potencial en función del diámetro de la presa. A la izquierda se encuentra el esquema propuesto por Cundall y Greene (2000), y a la izquierda la proyección de dicho esquema sobre el cráneo de *Dinilysia patagonica*. dp, diámetro de la presa, eim, distancia entre las ramas mandibulares, lm, longitud de la mandíbula.

y la presencia de una articulación intramandibular. Estas características indican un importante incremento con respecto a otros Squamata en el diámetro potencial que podría haber adquirido la cavidad oral durante la ingestión de presas. Esta estructura craneana indica un importante incremento en la abertura bucal con respecto al resto de los Squamata no-ofidianos, lo cual le hubiera permitido ingerir ítems de mediano tamaño, ya sea a través del trozado de los mismos o engullendo presas enteras. El transporte intra-oral de los ítems alimenticios (ya sea presas enteras o desmembradas) debió producirse, al igual que en los saurios sin sistemas hiolinguales (e.g. *varanus*) a través de movimientos alternados de la cabeza, aunque con la innovación del rastrillo mandibular accionado por la flexión intramandibular sincrónica, quizá similar a lo observado para *Cylindrophis* (Cundall, 1995).

## Capítulo 8 – Discusión



## **8.1 *Najash*, *Dinilysia*, y su implicancia en el origen de las serpientes**

Desde hace algunos años, el debate acerca del origen de las serpientes ha sido reactivado gracias a numerosas y novedosas fuentes de información, tales como tecnologías para el desarrollo de hipótesis filogenéticas, un conocimiento creciente aunque aún incompleto de la anatomía de formas actuales, como así también el reanálisis y la aparición de relevantes especímenes fósiles. Aunque gracias a estos factores se ha incrementado de manera notable nuestro conocimiento acerca del grupo, aún quedan grandes interrogantes acerca de qué fuerzas modelaron y en qué ambiente sucedieron las principales transformaciones anatómicas que generaron el plan corporal de las serpientes a partir de un ancestro tetrápodo.

La bibliografía acerca de este tema es profusa, existiendo varios trabajos de análisis y síntesis acerca de este tópico (e.g. Bellairs y Underwood, 1951; Rieppel, 1988; Rieppel y Kearney, 2001), por lo que a continuación se enumerarán los principales hitos en este debate.

### **8.1.1 Principales corolarios acerca del debate sobre el origen de las serpientes**

Durante gran parte del siglo pasado, las hipótesis acerca del origen de las serpientes tuvieron como principal fuente de información a la anatomía y filogenia de los grupos vivientes, como así también una serie de fósiles exquisitamente preservados de mosasauroideos, escamados varanoideos de cuerpo elongado que habitaron ambientes marinos durante el período Cretácico. Algo para destacar es que en esta primera etapa sobre el estudio de las serpientes ya se habían planteado los dos principales escenarios evolutivos que actualmente se encuentran en discusión para explicar la evolución del grupo. Estos dos escenarios son:

- Las serpientes comparten un antecesor común con los saurios mosasauroideos, el cual habitó en ambientes acuáticos marinos, indicando que el origen del grupo sucedió en ese ambiente.
- Las serpientes comparten un antecesor común con algún saurio *Scleroglossa* terrestre (superficie-semifosorial-fosorial) de cuerpo elongado y con miembros reducidos/ausentes, sugiriendo un origen terrestre para el grupo.

Fue Cope (1869) el primer autor en plantear la hipótesis de un origen marino para las serpientes, basándose en la similitud anatómica que observó entre mosasaurios y serpientes, principalmente en rasgos como la liberación de la sínfisis mandibular y la articulación intramandibular. Esta hipótesis ganó fuerza a partir de la aparición de pequeños mosasauroideos marinos (aigialosaurios y dolicosaurios; Fig. 110) provenientes del Cretácico Superior del sur de Europa (Gorjanovic-



**Figura 110. Mosasauroideos marinos. A, *Adriosaurus suessi*, procedente del Cenomaniano Superior de Eslovenia (tomado de Lee y Caldwell, 2000); B, cf. *Pontosaurus* (Dolichosauridae), procedente del Cretácico Superior de El Líbano (tomado de Caldwell y Dal Sasso, 2004).**

Kramberger, 1901; Kornhuber, 1873, 1901; Nopcsa, 1903, 1908). Estos nuevos fósiles poseían como característica principal la elongación corporal y el reducido tamaño de sus miembros, rasgos considerados por estos autores los más conspicuos caracteres compartidos con las serpientes. Estas características, sumadas a la aparición del Squamata serpentiforme *Pachyophis*, influenciaron a Nopcsa (1923) para formular su hipótesis acerca del origen de las serpientes a partir de un stock de mosasauroideos ancestrales marinos de cuerpo elongado y pequeños miembros, los cuales según este autor representan los taxones intermedios entre las serpientes y los demás Squamata.

Charles Camp, en su monográfico trabajo sobre la clasificación de los lepidosaurios (1923), consideró que el ancestro de las serpientes debe rastrearse entre los saurios Anguimorpha, siendo éste el primer autor en proponer un escenario terrestre para el origen de las serpientes. Para dicha hipótesis, Camp se basó principalmente en las similitudes anatómicas entre las serpientes y algunos saurios ápodos (e.g. *Anniella*), los cuales comparten con las serpientes caracteres como la elongación corporal y pérdida de miembros, arcadas temporales craneanas ausentes, cierre parcial o total del neurocráneo, entre otros. Mahendra (1938), basándose en su hipótesis filogenética en la cual las serpientes fosoriales



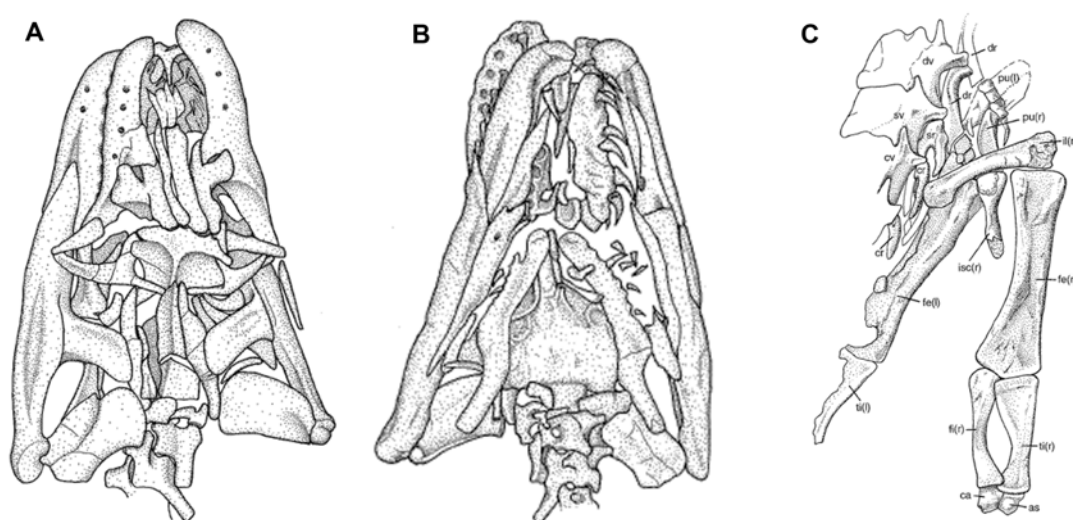
**Figura 111. Saurios ápodos. Izquierda, *Ophiodes intermedius* (Anguidae); Derecha, *Feylinia currori* (Scincidae).**

Scolecophidia resultaban ser el clado más basal (posición ampliamente sustentada en la actualidad), propuso que el ancestro de las serpientes debió ser un saurio fosorial (Fig. 111), siendo así el primer autor en



proponer este modo de vida para el ancestro de las serpientes. Esta hipótesis ganó impulso a partir del trabajo publicado por Walls (1940) acerca de la estructura del ojo en las serpientes. Este autor demostró que la anatomía ocular de las serpientes solo puede ser explicada a partir de un estadio previo fosorial en el cual se produjo una importante simplificación anatómica del ojo, readquiriendo luego ciertas estructuras durante un estadio posterior en la superficie (ver Caprette et al. [2004]). Más tarde, gracias al extenso análisis acerca del origen de las serpientes realizado por Bellairs y Underwood (1951), quedó definitivamente instalada la hipótesis que postula un ancestro terrestre de hábitos fosoriales para las serpientes.

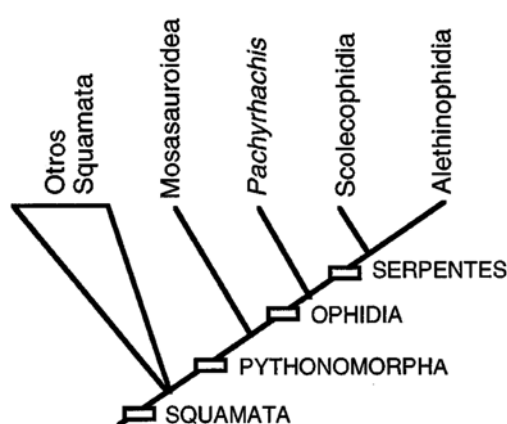
En uno de los trabajos más importantes publicados acerca de las serpientes fósiles, Rage (1984: 64) comienza su apartado acerca del origen de las serpientes diciendo “*La paleontología aporta muy poca información acerca de este tópico*”. Este escenario un tanto desalentador planteado por este autor ha cambiado sustancialmente desde la publicación de ese fundamental trabajo. En los últimos años, la paleontología de vertebrados ha tomado un papel preponderante sobre la discusión acerca del origen de



**Figura 112. *Pachyrhachis problematicus*** A, cráneo en vista dorsal (A) y ventral (B), miembro posterior (C). Tomado de Lee y Caldwell (1998).

las serpientes, cambio evidenciado por la abundante bibliografía publicada a partir de 1997, fecha en la que apareció el trabajo de reanálisis de

*Pachyrhachis problematicus* (Fig. 112) efectuado por Caldwell y Lee (1997). Este particular taxón, el cual fue descrito por primera vez por Haas (1979, 1980), posee como características principales un cráneo de tipo serpentiforme, una importante elongación corporal, ausencia de miembro anterior, y un miembro posterior desarrollado (e.g. con elementos del autopodio presentes). Estas características llevaron a estos autores a la conclusión de que *Pachyrhachis* constituye la serpiente más basal conocida (Fig. 113), representando el taxón transicional entre las serpientes y los mosasauroides marinos. De esta manera, Caldwell y

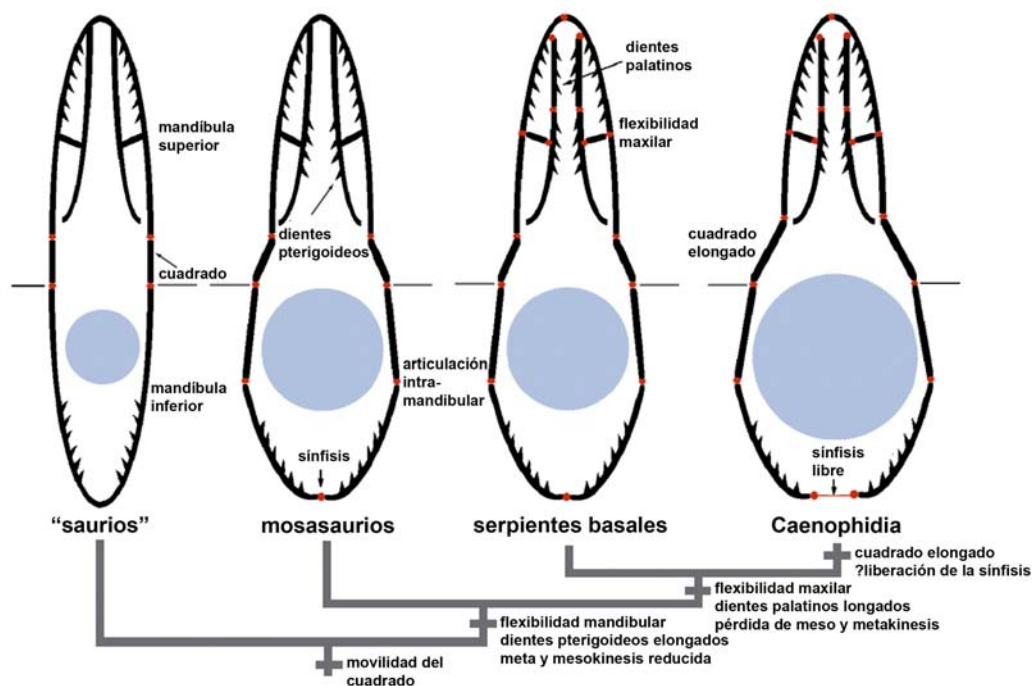


**Figura 113. Hipótesis filogenética propuesta por Caldwell y Lee (1997), donde *Pachyrhachis* se encuentra por fuera de las serpientes actuales, constituyéndose como el taxón intermedio entre los Mosasauroides y las serpientes.**

Lee reviven la hipótesis planteada por Cope (1869) y posteriormente refinada por Nopcsa (1923), proponiendo que las transformaciones más importantes que dieron origen a las serpientes (elongación corporal, pérdida de miembros, modificaciones del aparato bucal) sucedieron en el ambiente marino.

En un trabajo posterior, Lee et al. (1999) reafirmaron sus argumentos a favor de esta hipótesis planteando un modelo evolutivo sobre la evolución del sistema de transporte intra-oral de las serpientes, explicando en base a su hipótesis filogenética las modificaciones craneanas necesarias para lograr la transición desde los mosasauroides, *Pachyrhachis* y las serpientes actuales (Fig. 114). En dicho trabajo, estos autores sugieren un modelo gradualístico en el cual la liberación de la

sínfisis mandibular y la articulación intramandibular (entre otros rasgos) representan la transición funcional entre los saurios y las serpientes en el camino de adquirir una mayor apertura bucal y un incremento en el tamaño de presas engullidas, estableciendo que el ancestro de las serpientes fue un mosasauroideo marino que consumía grandes presas. Este modelo fue primeramente cuestionado por Greene y Cundall (2000), y luego reanalizado y refutado extensamente por Rieppel y Zaher (2001b), los cuales critican en primer medida el marco filogenético en el cual se

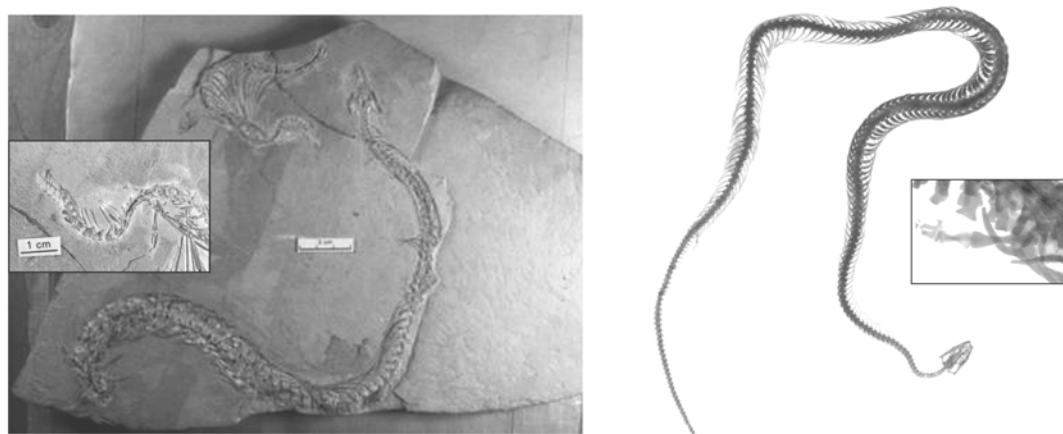


**Figura 114. Modelo evolutivo del transporte intra-oral en serpientes presentado por Lee et al. (1999).**

basó este modelo evolutivo, como así también la falta de rigurosidad en el análisis de ciertas estructuras supuestamente homólogas (e.g. articulación intramandibular).

Sorpresivamente, al cabo de pocos años fueron exhumados y descriptos dos nuevos taxones de serpientes marinas Cretácicas con miembros posteriores desarrollados procedentes de Medio Oriente, reavivando aún más la discusión acerca del origen y evolución temprana de las serpientes. Tchernov et al. (2000) describieron a *Haasiophis terrasanctus* (Fig. 115), especie similar a *Pachyrhachis problematicus*,

aunque de menor tamaño. Esta serpiente posee el miembro posterior mejor preservado que *Pachyrhachis*, incluyendo elementos medios y distales del autopodio (Rieppel et al., 2003). Lo más destacado de este descubrimiento fue que el análisis filogenético llevado a cabo para conocer sus relaciones filéticas demostró que tanto *Haasiophis* como *Pachyrhachis* se encuentran anidadas dentro de Serpentes, más precisamente dentro de los Macrostromata. Así, estos autores rechazan la hipótesis de Caldwell y Lee (1997) en la cual *Pachyrhachis* representa el grupo hermano de las serpientes, y de esta manera ponen en dudas el escenario marino para el origen del grupo.



**Figura 115.** Serpientes marinas del Cretácico Superior de Medio Oriente. Izquierda, *Eupodophis descouensi*, exhumada en rocas del Cenomaniano de El Líbano; Derecha, radiografía de *Haasiophis terrasanctus*, hallada en los mismos niveles que *Pachyrhachis problematicus*, Cenomaniano de Israel (Tomado de Rieppel et al., 2004). En los recuadros se observa un detalle de la cintura y miembro posterior conservados. No a escala.

Casi simultáneamente con el descubrimiento de *Haasiophis*, Rage y Escuillié (2000) dan a conocer otra serpiente marina cretácica con patas, *Eupodophis descouensi* (Fig. 115). Estos autores no realizaron un análisis cladístico para conocer su filiación con respecto a Serpentes, aunque afirman que tanto *Eupodophis* como *Pachyrhachis* representan serpientes primitivas (i.e. de posición basal a Serpentes).

Debido a la presencia de miembros posteriores en estas tres serpientes marinas fósiles, esta etapa del debate estuvo centrada principalmente en lo que respecta al significado filogenético de la

degeneración del miembro posterior en las serpientes (Greene y Cundall, 2000), existiendo en la actualidad tres hipótesis con respecto a este tópico:

- Estos pequeños miembros presentes representan la lógica reducción desde los ancestros mosasauroideos (Caldwell y Lee, 1997)
- El miembro presente en estas serpientes cretácicas representan neoformaciones (Tchernov et al., 2000)
- Existe una reducción independiente en los distintos linajes de serpientes, evidenciando distintos grados de reducción en los grupos actuales y fósiles (Rieppel et al., 2002).

A partir del año 2000 entran en escena dos nuevos taxones fósiles, *Wonambi* y *Yurlunggur*, abriendo otro frente de discusión en el debate acerca del origen de las serpientes. Estas dos serpientes terrestres de gran tamaño corporal provienen de depósitos del Oligoceno Superior-Pleistoceno de Australia, las cuales despliegan una serie de caracteres primitivos (ausencia de lateroesfenoides, proceso basipterigoideo presente) como así también caracteres derivados (proceso dentígero del palatino libre, articulación intra-mandibular). Según los análisis filogenéticos efectuado por Scanlon y Lee (2000) y Scanlon (2006) estos dos taxones se encuentran cercanamente emparentados, incluyéndolos dentro de la familia “*Madtsoiidae*”. Además, estos autores sostienen que estas dos



**Figura 116. “Madtsoiidae” australianos. Izquierda, reconstrucción del cráneo de *Wonambi naracoortensis* (tomado de Scanlon y Lee [2000]); Derecha, restos craneanos de *Yurlunggur* sp. (tomado de Scanlon, 2006). No a escala.**

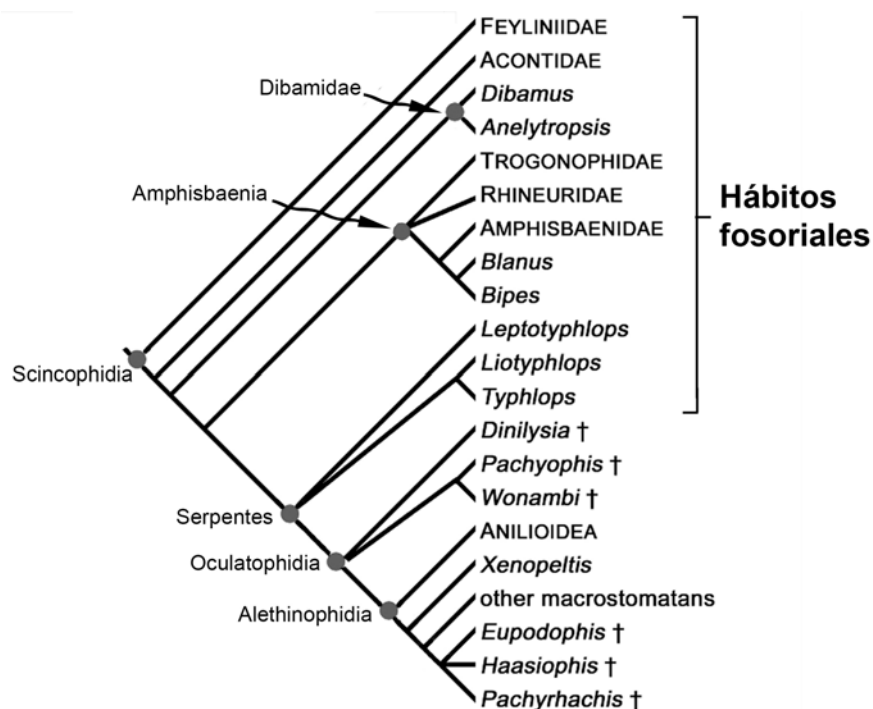
serpientes se encuentran ubicadas filogenéticamente por fuera del “crown-group” Serpentes, en una posición basal junto a los Pachyrhachidae y *Dinilysia*, sugiriendo que la anatomía presente en estos taxones basales

representa la morfología ancestral que luego dio origen a las serpientes modernas. Sin embargo, los materiales asignados a *Wonambi* fueron nuevamente revisados por Rieppel et al. (2002), los cuales llegan a la conclusión de que esta serpiente no representa un grupo basal, sino que es un taxón que se encuentra dentro de Macrostromata.

Con el descubrimiento de *Najash rionegrina* en el año 2006 se plantearon otras posibilidades con respecto a la evolución temprana de las serpientes, principalmente en lo que a postcráneo se refiere. Este fue el primer escamado relacionado con las serpientes que posee un sacro claramente identificable, reteniendo el contacto entre la pelvis y el esqueleto axial, lo que sumado al desarrollo del miembro posterior indica que este taxón representa un paso intermedio entre los escamados tetrápodos y las serpientes. Además, *Najash* resultó el primer registro de un saurio serpentiforme terrestre posicionado filogenéticamente por fuera del “crow-group” Serpentes (Apesteguia y Zaher, 2006), lo que llevó a estos autores a sugerir que el origen de las serpientes debió haber sucedido en ambientes terrestres.

Recientemente, Conrad (2008) publicó un trabajo clave sobre la sistemática y filogenia de los Squamata. Este autor utilizó para su filogenia un gran número de caracteres morfológicos, utilizados para más de 200 terminales vivientes y fósiles. Dentro de los resultados de esta robusta hipótesis filogenética (Fig. 117), puede observarse una topología muy particular con respecto a las serpientes y su relación con otros Squamata. En primer lugar las serpientes se encuentran agrupadas junto a un grupo de saurios ápodos de hábitos fosoriales de la familia Scincidae (*Feylinia*, *Acontias*, *Dibamus* y *Amphisbaenia*), los cuales conforman junto a las serpientes el clado Scincophidia. Estos saurios representan los grupos hermanos sucesivos de las serpientes, estando los Mosasauroidea lejanamente emparentado con las serpientes, y las serpientes marinas cretácicas (*Pachyrhachidae*) y *Dinilysia* anidadas dentro de Serpentes, por lo que este autor rechaza la hipótesis de un origen marino y sustenta a la vez un origen terrestre para las serpientes.

A partir de resultados filogenéticos obtenidos mediante el uso de caracteres moleculares, Vidal y David (2004) y Vidal y Hedges (2004) plantean un escenario radicalmente diferente sobre el origen de las serpientes. La hipótesis filogenética obtenida por estos autores posee dos



**Figura 117. Hipótesis filogenética propuesta por Conrad (2008), la cual resulta muy similar con respecto a la posición de los Dibamidae y Amphisbaenia con respecto a Serpentes.**

rasgos topológicos clave: el grupo de escamados más cercanamente emparentado a las serpientes son los Iguania (grupo históricamente posicionado en la base de los Squamata), y los Tropidophiidae (*Trachyboa* y *Tropidophis*) se encuentran emparentados con *Anilius* en la base de los Alethinophidia (Cap. 6, Fig. 77). Así, estos autores basándose en la distancia filogenética entre los varanoideos y las serpientes, postulan en primer medida que las serpientes se originaron a partir de un antecesor terrestre (i.e. refutan la hipótesis marina). Además, debido a la posición basal de los Tropidophiidae, plantean la posibilidad de que los rasgos del sistema oral típicos de la condición presente en los Macrostomata son caracteres que se encontraba presente en los ancestros de la serpientes y las serpientes basales, para luego perderse en algunos de los grupos basales del grupo.

Teniendo en cuenta los antecedentes expuestos más arriba, y los resultados obtenidos a partir del análisis filogenético realizado en esta tesis, se procederá a discutir los escenarios evolutivos planteados para el origen de las serpientes.

- ***Habitos de vida y principales transformaciones anatómicas acaecidas durante la evolución de las serpientes***

La topología obtenida en el Cap. 6 (Fig. 98) indica que las serpientes marinas cretácicas agrupadas en la familia Pachyrhachidae se encuentran incluidas dentro de los Macrostromata, tal como fuera propuesto previamente por otros autores (Zaher, 1998; Tchernov et al., 2000; Apesteguia y Zaher, 2006; Conrad, 2008). De esta manera, la hipótesis que sugiere un origen marino para las serpientes, con *Pachyrhachis*, *Haasiophis* y *Eupodophis* como taxones transicionales entre éstas y los mosasauroideos, no estaría sustentada por los resultados de este análisis, como así tampoco el escenario evolutivo planteado por Lee et al. (1999) sobre la evolución del transporte intra-oral en las serpientes. Notablemente, estas tres serpientes cretácicas representan la primera radiación del grupo en el ambiente marino (Rage y Escuillié, 2003), indicando que ya en el período Cretácico existían grupos dentro de Macrostromata diversos morfológica y ecológicamente. De manera similar, los resultados filogenéticos obtenidos indican que los “Madtsiidae” cenozoicos australianos *Wonambi* y *Yurlunggur* representan otro clado dentro de Alethinophidia, alejándose también del debate acerca del origen de las serpientes. Estas serpientes probablemente representen un stock de Alethinophidia que retuvo ciertos caracteres primitivos (e.g. falta de lateroesfenoides) aunque posee ciertos rasgos derivados en el aparato palato-maxilar compartidos con los Macrostromata. De todas maneras, debe explorarse la posibilidad de que estas serpientes cenozoicas puedan representar un grupo de aletínofidios con algunas adaptaciones en el aparato mandibular que precedieron a las estructuras presentes en los



Macrostromata. Vale recordar que Scanlon (2005: 176) precisó que *Wonambi*, entre las serpientes actuales, posee notables similitudes con los aletinofidios basales Anilioidea (e.g. *Cylindrophis*).

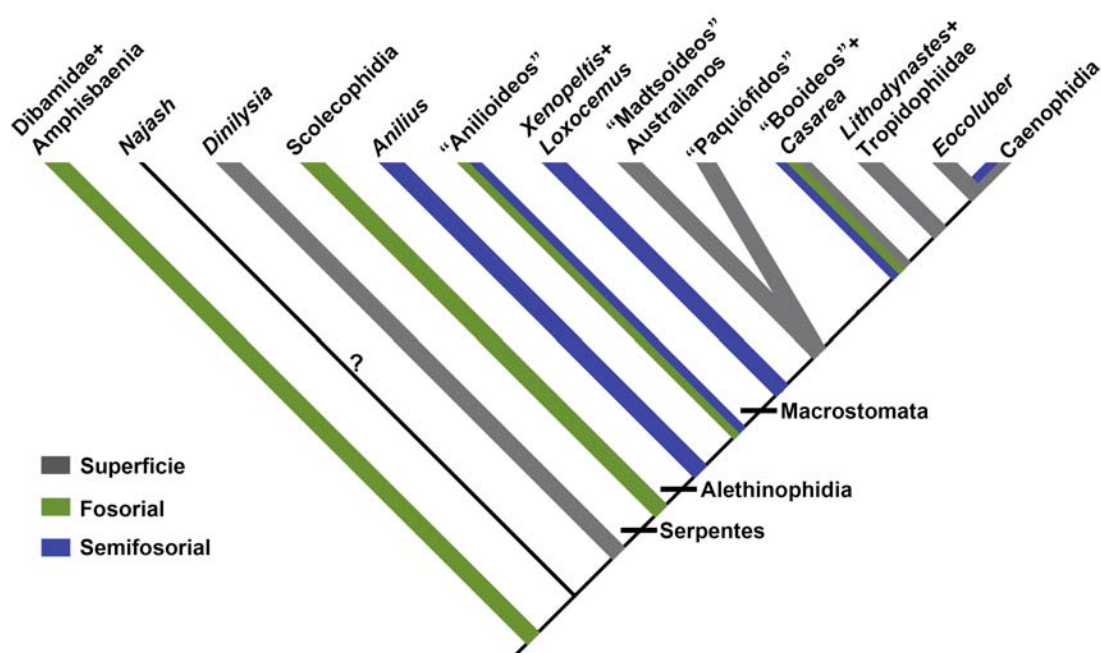
Con respecto a la hipótesis filogenética basada en caracteres moleculares presentada por Vidal y David (2004) y Vidal y Hedges (2004), los resultados obtenidos en esta tesis no concuerdan con la posición de los Tropidophiidae en la base de los Alethinophidia propuesta por estos autores, habiéndose recuperado a este grupo de pequeñas boas Neotropicales dentro de Macrostromata. De esta manera, el escenario evolutivo planteado por estos autores, el cual implica que los caracteres típicos de los Macrostromata se encontraban ya presentes en los Alethinophidia basales, es refutado.

Descartados estos dos grupos de serpientes fósiles previamente propuestos como los grupos hermanos de las serpientes actuales, y por ende con directa relación al origen del grupo, surge el siguiente interrogante: ¿en que ambiente sucedieron y cuáles fueron las transformaciones morfológicas que modelaron el bauplan en la evolución temprana de las serpientes?.

Dos rasgos topológicos presentes en el análisis filogenético obtenido arrojan luz acerca de la condición basal acerca de los hábitos de vida, lo cual resulta sumamente necesario establecer para poder explorar el ambiente en el cual sucedieron las transformaciones anatómicas más importantes que dieron origen al clado Serpentes. En primer lugar, los taxones más cercanamente emparentados con el “crown-group” Serpentes resultan ser *Najash* y *Dinilysia*, representando los grupos hermanos sucesivos de las serpientes. En segundo lugar, los saurios ápodos fosoriales Dibamidae y Amphisbaenia son los grupos más cercanamente emparentados al clado conformado por *Najash*, *Dinilysia* y las serpientes.

Tanto *Najash* como *Dinilysia* fueron hallados en formaciones sedimentarias del grupo Neuquén, las cuales han sido depositadas indudablemente en ambientes continentales terrestres (Leanza, 1999; Hugo y Leanza, 2001a,b). A su vez, los grupos mas cercanamente

emparentados a estos taxones resultan ser grupos de saurios terrestres fosoriales como son los Dibamidae y Amphisbaenia. Estos resultados concuerdan en gran medida con los obtenidos por Conrad (2008), en los cuales puede observarse que existen otros saurios ápodos fosoriales cercanamente emparentados a las serpientes además de los Dibamidae-



**Figura 118.** Cladograma mostrando la hipótesis filogenética obtenida en esta tesis. Los colores en cada rama indican los hábitos de estos grupos.

Amphisbaenia. Esto sugiere la posibilidad de que más grupos de saurios ápodos constituyan grupos hermanos sucesivos del clado *Najash-Dinilysia*-Serpentes, evidenciando un largo abolengo de saurios con estos hábitos de vida relacionados a las serpientes. Estos dos resultados están indicando que *Najash*, *Dinilysia* y las serpientes comparten un ancestro común que vivió en un ambiente terrestre, tal como fuera propuesto previamente (Camp, 1923; Mahendra, 1938; Bellairs y Underwood, 1951; Rieppel, 1988; Conrad, 2008), sugiriendo que las transformaciones anatómicas que dieron origen a las serpientes debieron suceder en ambientes continentales y no en ambientes marinos.

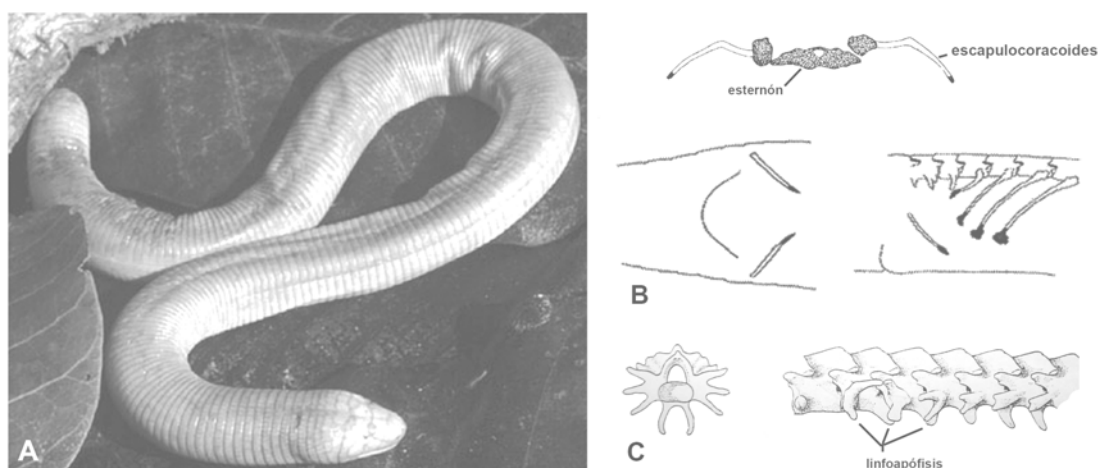
Dentro de los numerosos ambientes terrestre, han sido postulados diferentes hábitos para el ancestro de las serpientes, entre los que se destacan los hábitos superficiales (Camp, 1923), semifosoriales (Rieppel,

1988) y fosoriales (Mahendra, 1938; Brock, 1941; Bellairs y Underwood, 1951). La hipótesis filogenética propuesta indica que el grupo hermano de *Najash*, *Dinilysia* y las serpientes resultan ser saurios serpentiformes de hábitos fosoriales (Dibamidae y Amphisbaenia). La integración de este resultado con los obtenidos por Conrad (2008), quien utilizó un exhaustivo conjunto de datos (Fig. 117), sugiere que los hábitos fosoriales resultan la condición basal en la línea filética que condujo a las serpientes, lo que sugiere que el ancestro de las serpientes debió poseer ese tipo de hábitos de vida.

Otro de los resultados relevantes obtenidos en el análisis filogenético indica la posición intermedia de *Najash* y *Dinilysia* entre los grupos fosoriales Amphisbaenia-Dibamidae y las serpientes basales de hábitos fosoriales Scolecophidia. La posición filogenética de estos saurios serpentiformes cretácicos sugiere que la transición desde los hábitos fosoriales hasta la conquista de los ambientes de superficie no ha sido de manera lineal como fue propuesta anteriormente (Mahendra, 1938; Brock, 1941; Bellairs y Underwood, 1951). Según trabajos previos (Frazzetta, 1970; Hecht, 1982; Caldwell y Albino, 2001; Zaher et al., 2009), como así también la información expuesta en los capítulos previos de esta tesis, *Najash* y *Dinilysia* no muestran rasgos anatómicos que indiquen un modo de vida fosorial. El tamaño corporal que deben haber poseído estos saurios serpentiformes (ver Cap. 7), como así también la estructura craneana y el desarrollo de las espinas neurales, no concuerdan con la morfología que exhiben los Squamata fosoriales, indicando muy probablemente que estos dos reptiles al menos no eran constructores de cuevas, descartando así hábitos fosoriales. No obstante, debe remarcarse que no es posible descartar hábitos semifosoriales para *Najash*, ya que debe haber poseído una menor talla corporal que *Dinilysia*, estando dentro del rango de tamaño de serpientes actuales semifosoriales como *Anilius* y otros Alethinophidia basales como *Xenopeltis*. Por lo anteriormente dicho, es posible sugerir que tempranamente existió un grupo de taxones que habitaron ambientes de superficie, representados por *Dinilysia* y

probablemente por *Najash*, indicando una primer invasión de la superficie en el linaje de las serpientes (Fig. 118). Esto además sugiere que los hábitos de vida en la superficie se adquirieron al menos tres veces (*Najash*, *Dinilysia* y *Alethinophidia* dentro de las serpientes) de manera independiente dentro del clado de saurios serpentiformes reconocido en la hipótesis filogenética de Conrad (2008) y en esta tesis (que incluye a las serpientes). Esta alternancia de hábitos de vida fosoriales y de superficie observadas en los grupos más basales pueden haber propiciado las transformaciones más relevantes que dieron origen a las serpientes actuales, siendo ese el escenario evolutivo a plantear a continuación.

Como ya fuera mencionado, la elongación corporal, la pérdida de miembros y cinturas, la pérdida de las barras temporales, el cierre del neurocráneo, y las transformaciones que se sucedieron en la región rostral y el paladar que desembocaron en los sistemas de transporte intra-oral



**Figura 119. A, *Amphisbaena alba*, nótese la ausencia total de miembros y la breve longitud caudal; B, elementos vestigiales de las cinturas pectoral (arriba) y pélvica (abajo) de *Trogonophis wiegmanni* (modificado de Kearney, 2002); Vértebra cloacal (izquierda) y región cloacal (derecha) de *Amphisbaena fuliginosa*, mostrando las linfoapófisis (modificado de Hoffstetter y Gasc, 1968).**

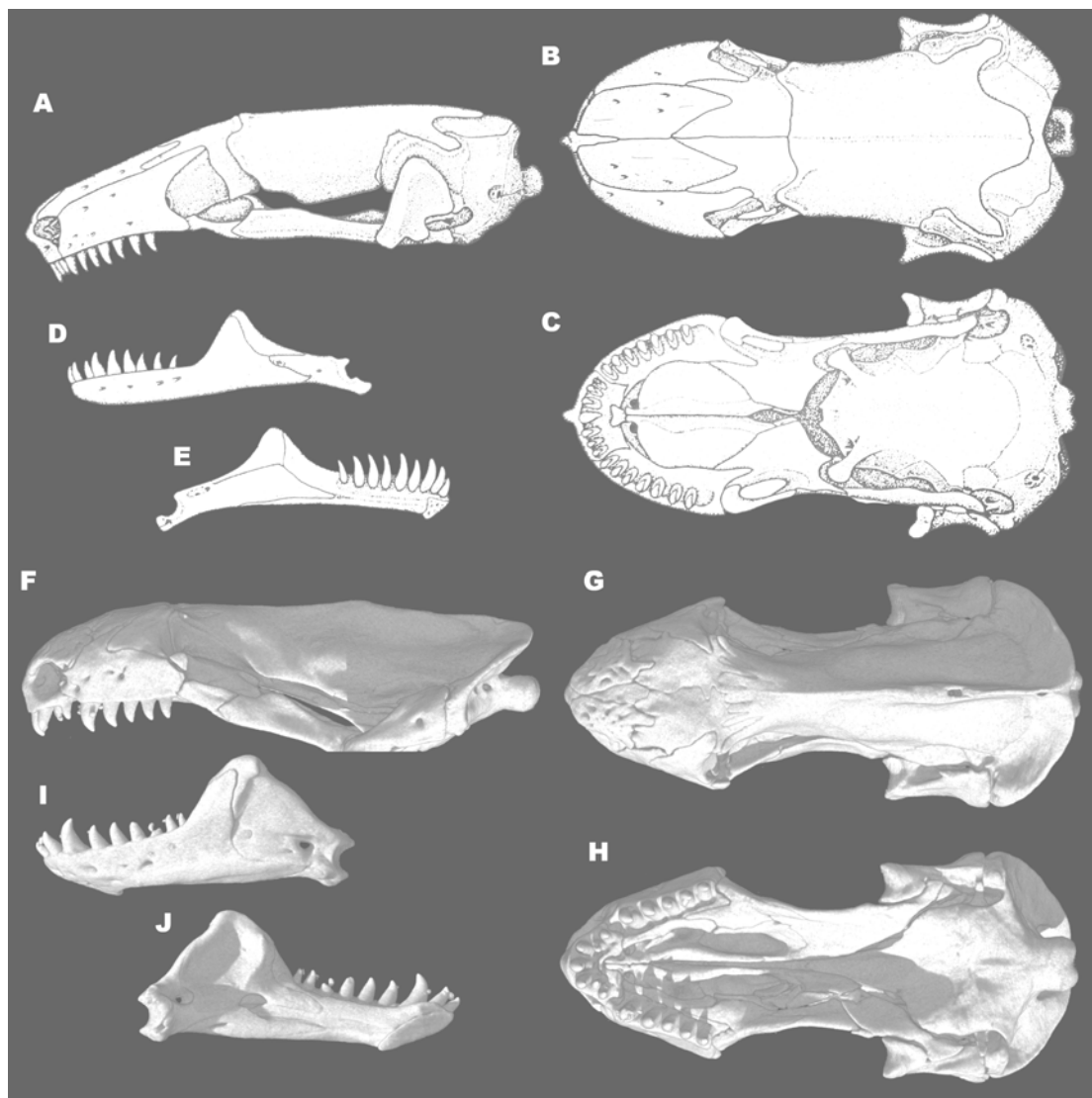
resultan los rasgos más destacados en la evolución de las. Estas transformaciones comenzaron a desarrollarse en los saurios de hábitos fosoriales Dibamidae y *Amphisbaenia*.

La más conspicua de estas transformaciones es la notoria elongación corporal, la cual se debe a la multiplicación de vértebras en la región presacra, ya que estos lagartos poseen una región caudal corta (i.e.

no más de 28 vértebras, Hoffstetter y Gasc [1968]). El elongamiento corporal a través de la multiplicación de vértebras es un fenómeno que se produjo en varios grupos de vertebrados (e.g. peces, salamandras, serpientes), habiéndose propuesto para dicha transformación el mecanismo de pleomerismo, el cual consiste en la multiplicación de somitos durante el desarrollo embrionario (Lindsey, 1975; Jockusch, 1997; Lindell, 1994; Head y Polly, 2007). Esto habilita la posibilidad que el proceso de pleomerismo pudo haber sido el responsable del aumento en el número de vértebras presacras en los saurios fosoriales Dibamidae y Amphisbaenia. Concomitantemente a la elongación corporal, se produce la drástica reducción de los miembros y cinturas, no existiendo apéndices funcionales para la locomoción en ambos grupos de saurios (con excepción del Amphisbaenia *Bipes*, ver Kearney [2002]). Siguiendo dentro del esqueleto postcraneano, aparecen dos innovaciones clave con respecto a las costillas. Las linfoapófisis, estructuras bifurcadas y fusionadas a las vértebras cloacales que contienen a los corazones linfáticos de la zona cloacal (Fig. 119), aparecen por primera vez en los Amphisbaenia (Hoffstetter y Gasc, 1968) y Dibamidae (Gasc y Renous, 1979), estando presentes en *Najash* y las serpientes. Otra modificación del esqueleto axial es la aparición del proceso tuberculiforme en la región articular de las costillas, carácter distribuido ampliamente en los Squamata ápodos, entre los que se incluye a *Najash*, *Dinilysia* y las serpientes. Este proceso es el encargado de servir de inserción para la musculatura intercostal (Hoffstetter y Gasc, 1968; Gasc, 1967), sumamente desarrolla en los saurios de cuerpo elongado y ápodos.

A nivel craneano, se producen cambios significativos con respecto a los elementos que conformaban la anatomía craneana de los Squamata. En primer lugar, se produce el cierre del neurocráneo a través del desarrollo de los elementos dérmicos craneanos como el frontal y parietal (Fig. 120), los cuales exhiben un crecimiento ventral hasta alcanzar a los elementos neurocraneanos endocondrales (prootico, parabasiesfenoides). Este cierre es completo en el caso de los Amphisbaenia (Montero y Gans,

1999, 2008; Maisano et al., 2006), aunque resulta incompleto en los Dibamidae (Rieppel, 1984b). La pérdida de las arcadas temporales es otro de los importantes cambios a nivel craneano que pueden ser observados por primera vez en los saurios fosoriales. Ciertos elementos craneanos como el escamoso y el yugal desaparecen, lo que conlleva a la pérdida de la barra supratemporal y a la fenestra supratemporal.



**Figura 120.** Cráneo y mandíbula de *Dibamus novaeguineae* (A-E) y *Amphisbaena alba* (F-J), saurios fosoriales ápodos cercanamente emparentados con las serpientes. Cráneo en vista lateral (A,F), vista dorsal (B,G), vista ventral (C-H); hemimandíbula izquierda en vista lateral (D,I), vista medial (E,J). A-E tomado de Rieppel (1984). Nótese la falta de arcadas temporales y la rigidez en los contactos de la región anterior del cráneo. No a escala.

Se produjo un cambio importante con respecto al tipo de contacto entre el frontal y el parietal, generándose una sutura inmóvil

(amphisbaenia). Esto tiene implicancias con respecto a la mecánica craneana, ya que este tipo de contacto genera la pérdida de flexión en ese punto, además de la rigidez que adquieren las barras pterigopalatinas a través del contacto con otros elementos ventrales del cráneo. De esta manera, estos saurios fosoriales pierden la capacidad de movimientos mesokinéticos. Existe una tendencia a la reducción de la kinesis craneana en las especies fosoriales (Rieppel, 1988), ya que las fuerzas que produce la actividad cavícola en el cráneo precisan que el contacto entre frontal y parietal sea rígido, por lo que la sutura entre estos dos elementos en los saurios fosoriales es compleja e inmóvil.

En la mandíbula se produce la fusión de los huesos postdentarios para conformar el hueso compuesto (Fig. 120). De esta manera, el prearticular, surangular, y el articular se fusionan para conformar un elemento mixto (osificación membranosa y endocondral). Esta fusión se encuentra presente en *Dibamus* (Rieppel, 1984b; obs. pers.), *Amphisbaenia* (Montero y Gans, 2008) y en otros saurios fosoriales (e.g. *Feylinia*, obs. pers.). Al menos en serpientes (De Beer, 1937; Bellairs y Kamal, 1981) y en *Amphisbaenia* (Montero et al., 1999) esta fusión ocurre durante el desarrollo embrionario.

Por último, los órganos de los sentidos sufren profundas modificaciones, entre las que se destacan la reducción ocular y la pérdida del tímpano. Debido a esta última, el oído medio sufre drásticas modificaciones, estableciéndose un contacto entre la Columela, la cual adquiere un gran tamaño, con el exterior a través de elementos óseos. En el caso de los *Amphisbaenia* a través del arco hioideo, y en *Dibamidae*, aparece una conexión con el cuadrado, condición típica de *Dinilysia* y las serpientes.

Las transformaciones anteriormente enunciadas, han sido vinculadas a los hábitos fosoriales y al proceso evolutivo de miniaturización, el cual resulta en una importante reducción del tamaño corporal que afecta importantes funciones fisiológicas y ecológica (Hanken y Wake, 1993). Además, para explicar desde el punto de vista del

desarrollo embrionario estas transformaciones, ha sido invocado el mecanismo morfogenético de la heterocronía (Irish, 1989; Rieppel, 1984a, 1993, 1996). El cráneo de los saurios miniaturizados fosoriales posee como característica la pérdida del arco temporal (ver Rieppel, 1981, 1984a, 1996) y un incremento relativo del neurocráneo. Este último rasgo produce el aumento en superficie de los elementos dérmicos (frontal y parietal), con la concomitante unión del dermatocráneo y del basicráneo, generando un neurocráneo cerrado. Según Rieppel (1996) la miniaturización por sí sola no puede explicar dichos cambios, ya que saurios miniaturizados que habitan en la superficie mantienen la barra temporal y no exhiben el grado de cierre del neurocráneo que poseen los saurios miniaturizados fosoriales. Estos dos cambios en el cráneo, como así también la elongación corporal y la pérdida de miembros de los reptiles miniaturizados fosoriales recuerdan llamativamente al bauplan de las serpientes, lo que llevó a Rieppel (1984a, 1988; 1996) a proponer a la miniaturización como el proceso clave para comprender el origen de las serpientes. De esta forma, Rieppel vinculó la miniaturización con la fosorialidad para explicar las modificaciones craneanas observadas en saurios fosoriales miniaturizados y las serpientes (para ver otras opiniones Wiens y Slingluff, 2001).

La hipótesis propuesta por Rieppel (1988, 1996) es consistente con los resultados filogenéticos obtenidos en la presente tesis, como así también con la hipótesis propuesta por Conrad (2008). Así, tal como se ilustra en la Figura 118, los saurios miniaturizados fosoriales *Amphisbaenia* y *Dibamidae* resultan en una posición basal con respecto a *Najash*, *Dinilysia* y las serpientes.

Según la información aportada por la anatomía y filogenia de formas actuales, la elongación corporal y la pérdida de miembros resultan dos procesos que se encuentran correlacionados entre sí en los Squamata (Gans, 1975; Lande, 1978; Greer, 1991; Wiens and Slingluff, 2001; Wiens et al., 2006). Con respecto a la reducción de los miembros se ha invocado que éstos generan un impedimento para la locomoción en ambientes angostos como por ejemplo fisuras y túneles en sustratos sueltos y duros,



ya que aumentan el diámetro corporal y generan un mayor consumo energético durante la locomoción (Gans, 1975).

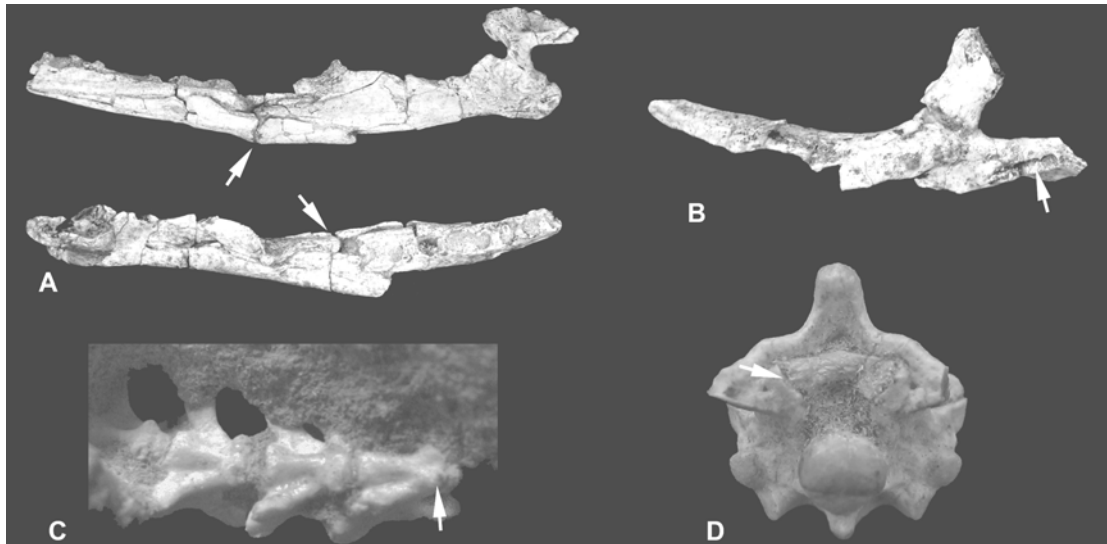
Recientemente se han realizado importantes avances para comprender los mecanismos que regulan genéticamente la elongación corporal y la pérdida de miembros durante el desarrollo embrionario. El trabajo de Cohn y Tickle (1999) sugiere que la expansión del dominio de expresión genética de los genes homeóticos a lo largo del eje axial embrionario es el principal factor por el cual se produce la elongación corporal y la pérdida de miembros en *Python*. Sin embargo, Wiens et al. (2006) acotan este modelo, ya que este solo puede explicar la pérdida total de miembros y cinturas, mientras que no explica la pérdida/reducción de miembros y la presencia de cinturas.

Wiens et al. (2006) sostienen que existen dos tipos ecomorfológicos principales de reptiles escamados con miembros reducidos. Por un lado se encuentran los que habitan en la superficie y poseen una región caudal larga (e.g. Anguinae), y por otro los fosoriales con región caudal corta (e.g. Amphisbaenia). Según estos autores, la mayoría de las serpientes actuales viven en la superficie, aunque poseen colas cortas y cuerpos alongados, contradiciendo los ecomorfos antes propuestos. Sin embargo, Wiens et al. (2006) sugieren que esta situación se debe a que las serpientes se originaron a partir de saurios fosoriales de cola corta, manteniendo esta morfología una vez que reinvadieron los hábitats de superficie. Aunque esta asunción resulta algo simplista, la anatomía de las serpientes basales (Scoleophidia, anilioideos) se encuentra de acuerdo a este supuesto. Más aún, tanto los Amphisbaenia-Dibamidae como también *Najash* poseen colas cortas y cuerpos elongados, lo cual posee dos implicancias relevantes: por un lado refuerza aún más la hipótesis de un origen terrestre y fosorial para las serpientes, y adicionalmente nos está indicando que esta reinvasión de los ambientes de superficie estuvo presente incluso antes que en las serpientes, como es evidenciado por la anatomía caudal de *Najash*.

Como fuera dicho anteriormente, la evidencia filogenética indica que *Najash* y *Dinilysia* representan la primer invasión de hábitats de superficie en el linaje que condujo a las serpientes. Estos saurios serpentiformes de mediano a gran tamaño habitaron en ambientes terrestres, siendo hasta el momento los únicos taxones conocidos de esta primera incursión en la superficie.

En estos taxones, gracias a la liberación del cráneo como órgano locomotor, comienzan a sucederse una serie de cambios en el esqueleto cefálico, los cuales comenzaron a preparar las transformaciones más importantes observadas en la arcada palato-maxilar de las serpientes. En este aspecto, la modificación más relevante es que el maxilar se libera de los elementos rostrales (premaxilar, nasal y vomer), a través de una reducción importante del proceso ascendente del maxilar, como así también la reducción del contacto maxilar-premaxilar. Esta falta de contacto, y la posterior reemplazo en la formación de la cupola jacobsoni ha sido postulada como una sinapomorfía de Serpentes (Rieppel et al. 2008), aunque parece evidente que el sector medial del maxilar de *Dinilysia* no posee indicios de este contacto, indicando que dicha transformación sucedió antes de la aparición de las serpientes. Uno de los rasgos más importantes que aparecen en estos taxones es la dentición pterigo-palatina. En *Dinilysia* puede observarse una hilera dentaria que comienza en el palatino y continúa hasta la parte media del pterigoides (Fig. 121B). Esto habría permitido la utilización de la barra pterigo-palatina durante el transporte intra-oral de las presas.

Aunque se nota un incremento en la liberación de la barra palato-maxilar, todavía persisten importantes impedimentos para la conformación de la kinesis craneana observada en las serpientes. *Dinilysia* sigue reteniendo la unión del palatino-vomer, cuadrado robusto y fijo al cráneo muy poco estreptostílico. No existen pilares interolfatorios,



**Figura 121. Principales transformaciones acaecidas durante la etapa superficial caracterizada por *Najash* y *Dinilysia*. A; articulación intramandibular de *Dinilysia patagonica*; B, posiciones dentarias en el pterigoides de *Dinilysia patagonica*; C, región caudal de *Najash rionegrina*, mostrando la falta de septos autotómicos y las hemapófisis en el cuerpo vertebral; D, vértebra presacra de *Najash rionegrina*, mostrando la faceta zigantral articulando con el zigosfeno desprendido de la vértebra posterior. No a escala.**

requisito fundamental para la aparición de la prokinesis. Los huesos del neurocráneo no se fusionan durante el desarrollo postnatal. En los saurios fosoriales y en las serpientes fosoriales Uropeltidae, los elementos endocondrales del neurocráneo (supraoccipital, prootico, basioccipital y basi-paresfenoides) se encuentran fusionados, formando un elemento único a veces denominado hueso occipital. Quizá esta falta de fusión en las serpientes se corresponda con otro cambio heterocrónico, ya que la fusión de estos elementos ocurre durante la ontogenia (Maisano, 2001).

Con respecto a la kinesis craneana, aparece una innovación clave como es la articulación intramandibular (Fig. 121A). En *Dinilysia* puede observarse claramente como este complejo morfológico ya exhibe las características típicas de la articulación intramandibular presentes en serpientes actuales. Esto representa la más importante innovación a nivel kinetico que exhiben estos taxones relacionados íntimamente con las serpientes, reflejando el cambio hacia mecanismos craneo-inerciales para el transporte intra-oral.

Con respecto al postcráneo, una de las adquisiciones más importantes es el complejo zigosfeno-zigantro (Fig. 121D). Estas estructuras presentes a lo largo de la columna vertebral se encuentran presentes en *Najash*, *Dinilysia* poseen idénticas características a las presentes en las serpientes. Al parecer, estas estructuras son las encargadas, junto a las zigapófisis, de contribuir al control de la torsión del tronco durante los movimientos ondulatorios (Moon, 1999). Las vértebras de los *Dibamidae* y *Amphisbaenia* poseen unos pequeños abultamientos en la región anterior del arco neural dirigidos en sentido anteromedial, que entran en contacto con el arco neural precedente, aunque carecen de zigosfeno-zigantro (Hoffstetter y Gasc, 1968). Aunque este complejo se encuentra presente en otros *Squamata* (e.g. *Teiidae*) existen diferencias morfológicas significativas que indican que estos no son homólogos (Hoffstetter y Gasc, 1968).

La región caudal experimenta dos cambios importantes, los cuales pueden ser observados con claridad en *Najash rionegrina*. Por un lado se pierden los arcos hemales, siendo reemplazados estos por pequeñas hemapófisis (Fig. 121C). En los *Amphisbaenidae* puede observarse como algunos arcos hemales se fusionan al cuerpo vertebral, incluso algunos se encuentran separados distalmente (Hoffstetter y Gasc, 1968), recordando la condición presente en *Najash* y serpientes. Sin embargo, la homología entre estas estructuras todavía no ha sido establecida, como bien lo demuestra la particular morfología caudal de *Eupodophis descouensi* (ver Rieppel y Head, 2004). Otra de las pérdidas sufridas es la autotomía de la región caudal. Según la morfología de los cuerpos vertebrales caudales conservados en *Najash*, los septos autotómicos no se encuentran presentes. Los saurios fosoriales *Dibamus*, *Feylinia* y los *Amphisbaenia* poseen autotomía más o menos desarrolladas, aunque las serpientes carecen completamente de autotomía, existiendo estructuras similares aunque no homólogas en *Caenophidia* (Wilson, 1968).

Con respecto al esqueleto apendicular, la cintura pélvica se desconecta del esqueleto axial. En *Dibamus*, el ilion reducido aún

permanece en contacto con las vértebras sacras (Gasc y Renous, 1979). Ya en *Najash*, puede apreciarse que el ilion, el cual es de naturaleza casi cilíndrica, se encuentra apenas conectado con el esqueleto axial, por lo que la liberación de la pelvis sucedió en esta etapa.

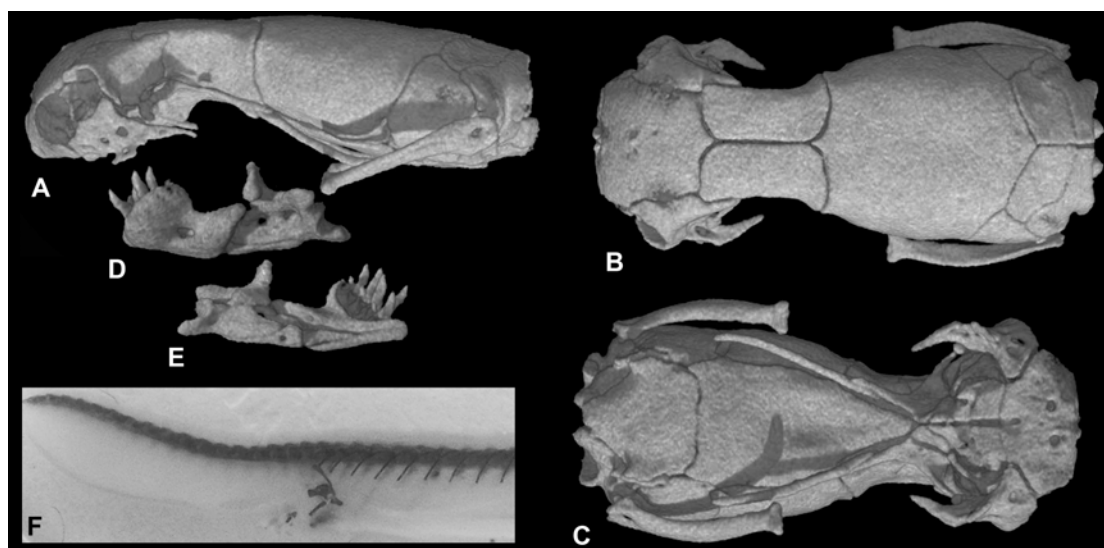
Aunque los especímenes recuperados de *Najash* y *Dinilysia* no poseen la región troncal anterior óptimamente preservada, es plausible pensar que en estos saurios hubiera ocurrido la pérdida de miembros y cintura anterior. En serpientes actuales no existen indicios esqueléticos de estas estructuras, aunque recientemente se han dado a conocer en serpientes actuales basales (Alethinophidia) musculatura asociada a la cintura pectoral (Tsuihiji et al., 2006). Por ello, cabe la posibilidad de que la reducción total de las estructuras pectorales y del miembro anterior haya ocurrido o en estos reptiles o en las serpientes. Solo a través de ejemplares más completos podremos conocer con certeza cuando ocurrió la desaparición de la cintura y miembro anterior.

### ***Serpentes***

La primera aparición de hábitos fosoriales dentro de Serpentes se encuentra representada por los Scolecophidia, clado que se encuentran en la posición más basal de este grupo. Estas pequeñas serpientes son estrictamente fosoriales, exhibiendo una gran cantidad de adaptaciones para la vida fosorial, lo cual genera que este grupo resulte altamente autapomórfico.

En los Scolecophidia se observan notables cambios con respecto a los anteriormente descritos para *Najash* y *Dinilysia*. Una de las particularidades del esqueleto cefálico de estas serpientes, es la total desconexión de las barras pterigo-palatinas, propiciada en gran medida por la pérdida del proceso basipterigoideo (Fig. 122). Exceptuando a los Leptotyphlopidae, los cuales poseen un claro contacto entre el palatino y el vomer, en el resto desaparecen los contactos. La región nasal se encuentra completamente osificada y sus elementos fuertemente unidos mediante suturas, generando un cráneo anteriormente rígido. Se produce la pérdida

de la dentición de la barra pterigopalatina cuya aparición se había dado en *Dinilysia*.



**Figura 122. *Leptotyphlops*. A, *Leptotyphlops dulcis* en vista lateral (A), dorsal (B), y ventral (C); mandíbula en vista lateral (D), y medial (E). *Leptotyphlops australis* individuo diafanizado mostrando la región cloacal con el miembro posterior y cintura pélvica vestigiales, ambos incluidos dentro de la parrilla costal.**

Con respecto al esqueleto apendicular, no existen rastros de cintura pectoral y miembro anterior, y la cintura pélvica y miembro posterior se encuentran sumamente reducidos, quedando incluidos dentro de la parrilla costal (List, 1966; Fig. 122F).

Los Alethinophidia representan el grupo de serpientes que definitivamente conquistó los ambientes terrestres de superficie, en los cuales acaecieron las transformaciones craneanas más importantes a nivel del transporte intra-oral, resultando en la adquisición del llamativo tipo de alimentación que poseen las serpientes actualmente. Aunque los miembros más basales de este clado de serpientes (“anilioideos”) presentan hábitos de vida semifosorial, ya dentro de los Macrostromata pueden observarse los diversos tipos ecomorfológicos que actualmente habitan los ambientes de superficie.

En los Alethinophidia suceden las mayores transformaciones en la arcada palato-maxilar, las cuales generan los nuevos tipos de transporte intra-oral lateromediales y mediales. De acuerdo al análisis de Cundall

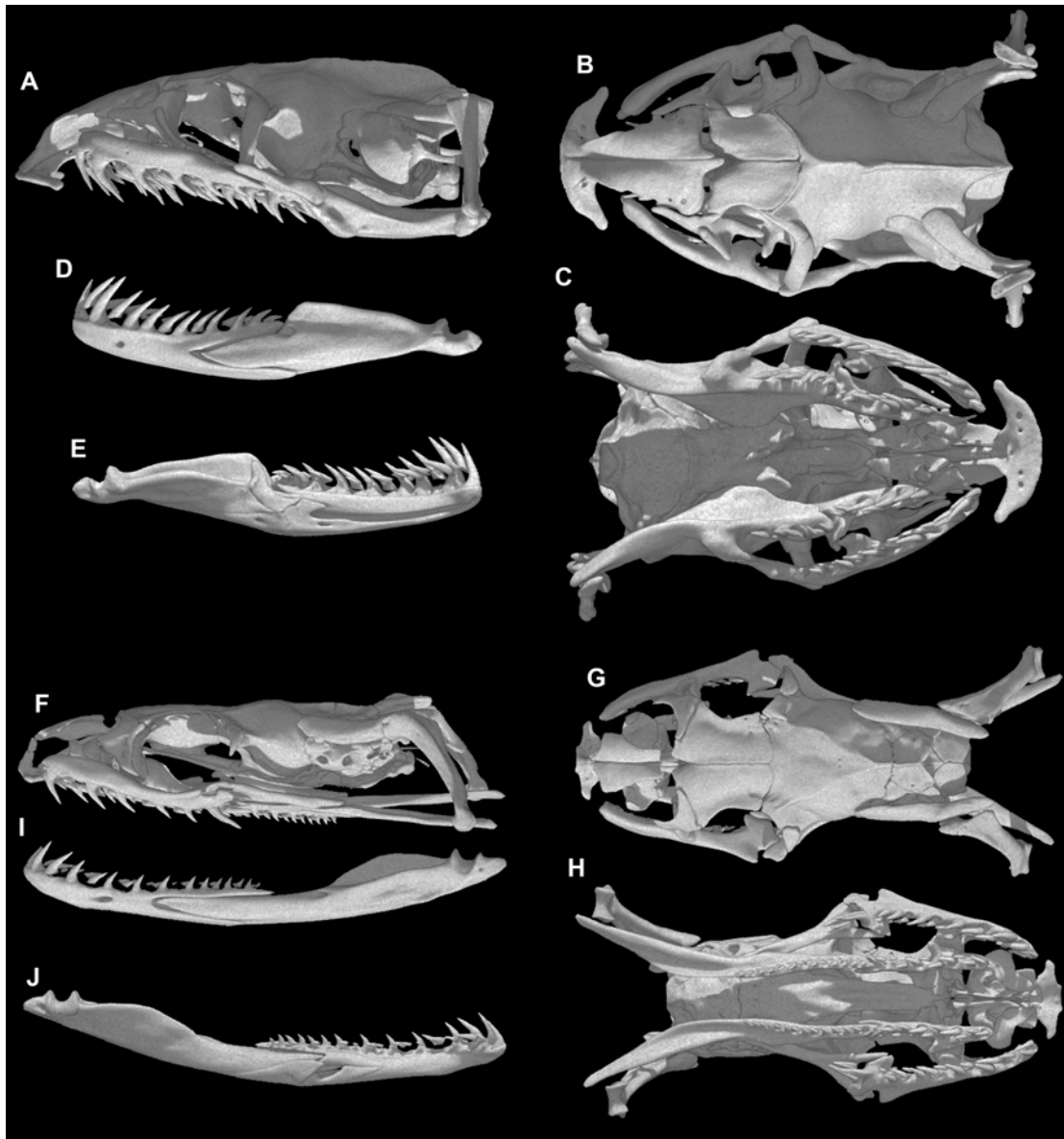


Figura 123. Cráneo y mandíbula de *Eryx colubrinus* (Boidae) (A-E) y *Trimorphodon biscutatus* (Colubroidea) (F-J), ambas representantes de las serpientes Macrostomata. Cráneo en vista lateral (A,F), vista dorsal (B,G), vista ventral (C-H); hemimandíbula izquierda en vista lateral (D,I), vista medial (E,J). No a escala.

(1995), cuatro características están presentes en el anilioideo *Cylindrophis* que presagian la condición que poseen en Macrostomata: 1) la aparición de una articulación móvil entre los huesos rostrales y el neurocráneo (prokinesis), 2) liberación de los elementos rostrales dorsales de los ventrales 3) conexión a través de ligamentos entre palatino-maxilar con el prefrontal y 4) contacto prefrontal-frontal móvil. Sin embargo, los anilioideos aún conservan dos estructuras que limitan los movimientos de

las arcadas palato-maxilares: 1) la barra pterigopalatina unida firmemente a los elementos ventrales de la región rostral, y 2) los extremos del dentario se encuentran unidos a través de ligamentos cortos y poco elásticos. Ya dentro de los Macrostromata derivados, estas dos limitantes se modifican, permitiendo la aparición de los movimientos típicos del transporte intra-oral de tipo medial (ver Cap. 7.2).

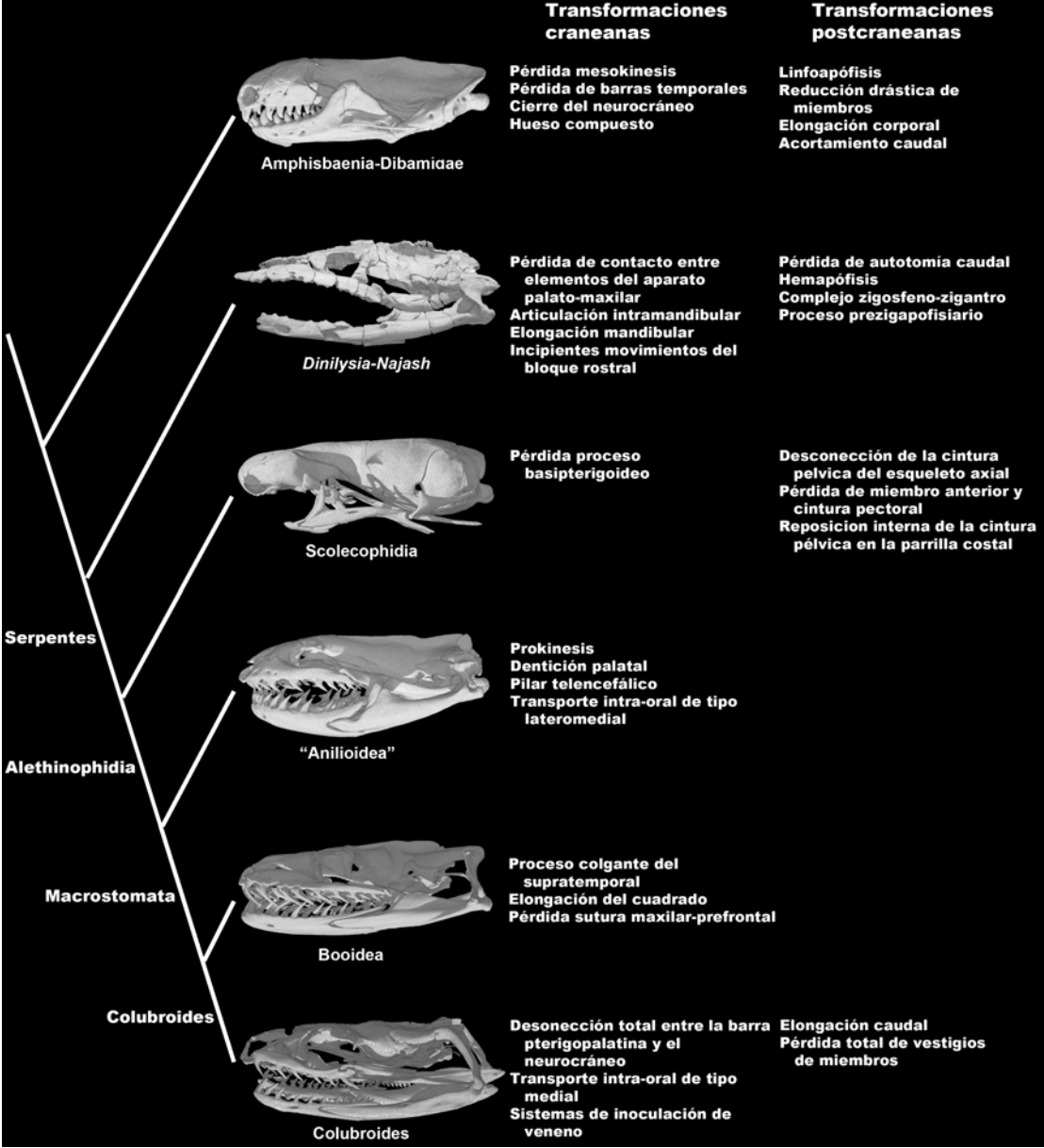
Por último, la innovación clave que generó la espectacular radiación que podemos observar hoy en día es la aparición de sistemas de inoculación de veneno en los Colubroides. Estos sistemas morfofuncionales, los cuales poseen como correlato osteológico más evidente la modificación del maxilar y la presencia de anisodoncia en la dentición maxilar (Fig. 123F), históricamente fueron considerados propios de este gran clado de serpientes actuales. Sin embargo, la nueva evidencia presentada en esta tesis muestra que este sistema pudo haber estado más ampliamente distribuido en las serpientes avanzadas (ver Cap. 8.2.2). Ya dentro de los Colubroides aparecen los distintos tipos adaptativos de sistemas de inoculación de veneno, conformando así la espectacular radiación adaptativa que podemos observar hoy en día en las serpientes.

En lo que respecta al postcráneo, los Macrostromata más derivados exhiben una drástica reducción de los vestigios de cintura pélvica y miembro posterior, habiendo desaparecido completamente en los Bolyeridae y en los Caenophidia (Bellairs, 1950). Además, se produce la elongación de la región caudal en los Macrostromata más derivados (Caenophidia); esta elongación posee sus más claros ejemplos en los taxones de hábitos arborícolas (e.g. *Dipsas*).

Según lo anteriormente expuesto, la evolución temprana del linaje que condujo a las serpientes ocurrió en ambientes terrestres y vinculados con modos de vida fosoriales, habiéndose producido la invasión de los ambientes de superficie mas de una vez en forma independiente a lo largo de la evolución del grupo (Fig. 118).



Probablemente, esta alternancia en la adquisición de hábitos fosoriales y de superficie a lo largo de la historia evolutiva del grupo haya ejercido presiones evolutivas que modelaron el plan corporal de las



**Figura 124.** Principales transformaciones craneanas y postcraneanas acaecidas durante la evolución de las serpientes.

serpientes (Fig. 124). De esta manera, la elongación corporal, la reducción de los miembros, y el cierre del neurocráneo se habrían dado tempranamente en los grupos de saurios serpentiformes cercanamente relacionados a las serpientes (e.g. Amphisbaenia y Dibamidae). Luego, durante la primer invasión de ambientes de superficie documentada a

través de *Najash* y *Dinilysia*, se produjo una primer liberación de los la arcada palato-maxilar con respecto a los huesos rostrales, la aparición del primer indicio de sistemas cráneo-inerciales de transporte intra-oral (articulación intramandibular), como así también importantes adquisiciones a nivel de postcráneo (e.g. zigosfeno-zigantro, proceso prezigapofisiario). Por último, una vez invadidos nuevamente los ambientes de superficie por parte de los Alethinophidia, se incrementa la liberación de los elementos de la arcada palato-maxilar y los huesos del rostro, propiciando la adquisición de los sistemas de transporte intra-orales lateromediales y mediales.

Resulta sumamente llamativo que en algunos grupos de Macrostromata (Boidae, Colubroides) existen una serie de taxones que han readquirido hábitos fosoriales, los cuales exhiben estructuras observadas en los representante basales fosoriales y caracterizadas como adaptaciones a la actividad cavícola (Savitsky, 1983). Observaciones personales efectuadas sobre cráneos de *Apostolepis*, *Atractus* y *Phalotris*, géneros de serpientes avanzadas Colubroides de la familia Dipsadidae de hábitos



**Figura 125.** Cráneos en vista dorsal de tres especies del género *Apostolepis* (modificado de Ferrarezi et al., 2005). Nótese la desproporción entre la región preocular y la postocular, y la expansión y aumento del área de contacto entre los huesos rostrales.

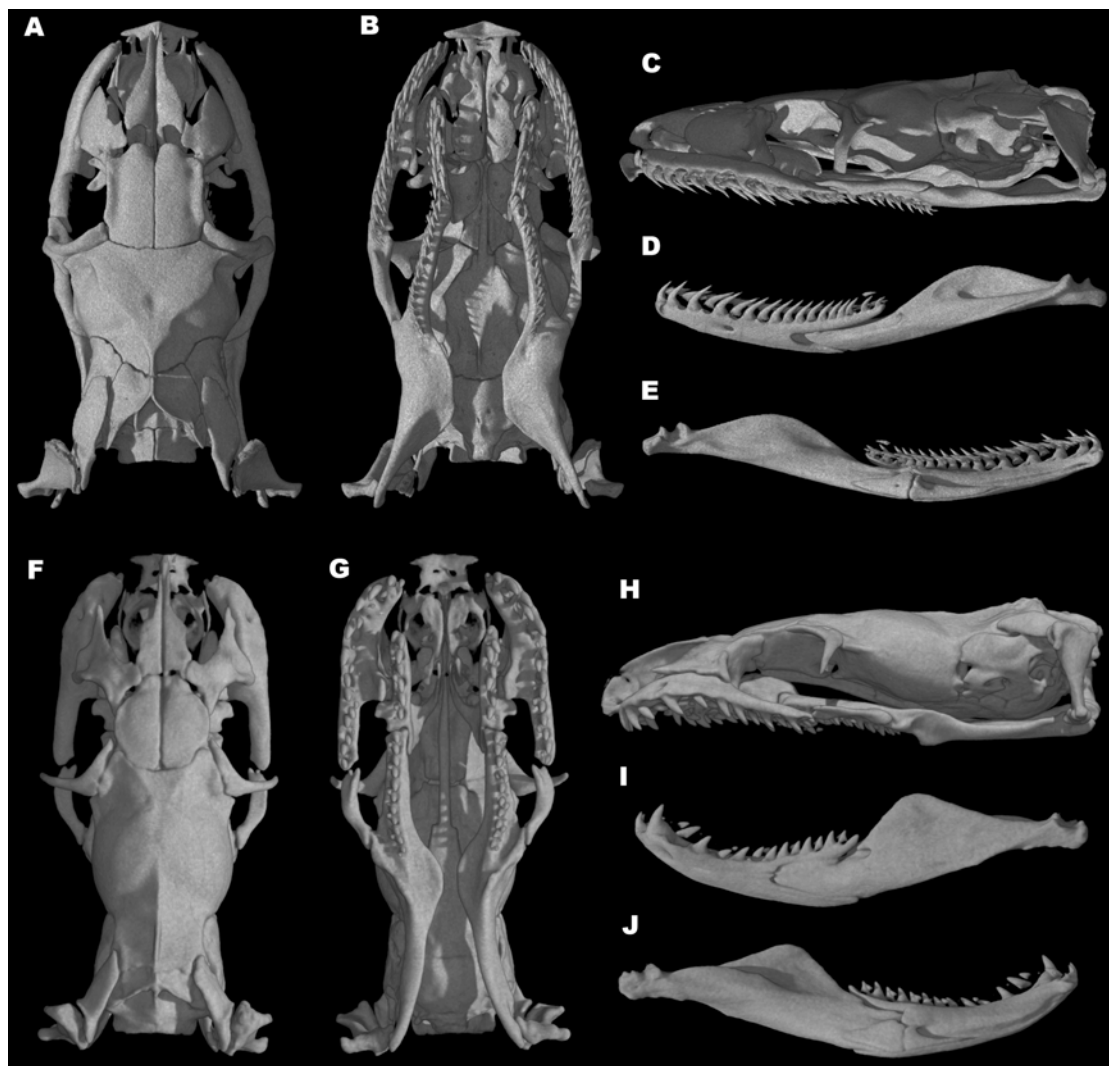
fosoriales, muestran un aumento relativo de la región postorbitaria del cráneo con respecto a la región preorbitaria, un incremento significativo del área de contacto entre los elementos del rostro, un acortamiento muy importante del cuadrado y del proceso colgante del supratemporal, y un acortamiento pronunciado de la región caudal. Esta morfología recuerda llamativamente a la presente en serpientes y saurios fosoriales. Esto puede estar indicando que las alternancias entre hábitos de vida fosorial-de superficie que se han reconocido actualmente pueden haberse producido en más oportunidades durante la evolución de las serpientes, lo cual habla de la enorme plasticidad adaptativa de este grupo de reptiles escamados.

Este escenario evolutivo resulta incluso más complejo que los hasta ahora planteados para explicar el origen de las serpientes, aunque permite visualizar de manera más clara como los rasgos distintivos presentes en este grupo que observamos hoy en día resultan de la acumulación de transformaciones que comenzaron en los saurios ápodos fosoriales, las cuales históricamente se habían considerado como rasgos convergentes entre éstos y las serpientes (Rieppel, 1988; Lee, 1998). Aún faltan importantes piezas de evidencia para poder inferir con mayores certezas cual fue el escenario evolutivo en el cual se originaron las serpientes. Nuestro conocimiento acerca de las formas fósiles es cuanto menos escaso, al igual que nuestro conocimiento acerca de los mecanismos morfogenéticos intervinientes. Sin lugar a dudas, el desarrollo e integración de diferentes ramas de la Biología como así también la aparición de nuevas formas fósiles darán nueva luz a este fascinante y complejo debate evolutivo.

## **8.2 Las nuevas serpientes del Paleoceno de Bolivia y la evolución de los Macrostromata derivados**

### **8.2.1 El Taxón A y su implicancia en el registro fósil de las boas enanas**

Por su estado de preservación y por su posición filogenética, el nuevo Taxón A constituye uno de los más relevantes taxones para analizar y discutir aspectos de la evolución de las serpientes avanzadas, más precisamente aspectos que tienen que ver con el registro fósil y la evolución de las boas enanas. Debido a lo fragmentario del registro fósil de las serpientes avanzadas, conocemos muy poco acerca de la evolución de los distintos grupos de Macrostromata derivados, conocimientos basados principalmente en el análisis de las formas actuales. Por lo tanto, para discutir la nueva evidencia aportada por este nuevo taxón fósil, resulta indispensable discutir en primer medida ciertos aspectos sistemáticos, como así también el confuso registro fósil con el cual contamos hasta el momento.



**Figura 126. Anatomía craneana de *Tropidophis haetianus* (Tropidophiidae; A,B,C,D,E) y *Ungaliophis continentalis* (Ungaliophiidae; F,G,H,I,J). A,F, vista dorsal; B,G, vista ventral; C,D,H,I, vista lateral; E,J, vista medial. No a escala.**

Históricamente, las boas enanas Neotropicales *Exiliboa*, *Trachyboa*, *Tropidophis* y *Ungaliophis*, han sido agrupadas en un mismo clado, el cual ha sido usualmente denominado Tropidophiidae (Cope, 1894; Butner, 1963; Underwood, 1967b; McDowell, 1975, 1987; ver Zaher [1994] por otras denominaciones). Sin embargo, estudios descriptivos morfológicos (Brongersma, 1951), análisis filogenéticos basados en caracteres morfológicos (Zaher, 1994; Tchernov et al., 2000; Lee y Scanlon, 2002), o caracteres moleculares (Wilcox et al., 2002; Vidal y Hedges, 2004; Noonan y Chippindale, 2006), y análisis combinados (Lee et al. 2005; esta tesis), sugieren que los Tropidophiidae representan una agrupación polifilética.

De esta manera, actualmente existe numerosa evidencia que indica la filiación de *Ungaliophis* y *Exiliboa* (Ungaliophiidae) con los Booidea, mientras que los Tropidophiidae (*Tropidophis* y *Trachyboa*) conforman un clado independiente, el cual varía su posición filogenética de acuerdo con las diferentes hipótesis filogenéticas propuestas (ver Cap. 6). Los análisis desarrollados en la presente tesis han dado como resultado una topología que relaciona a los Tropidophiidae con los Macrostromata derivados

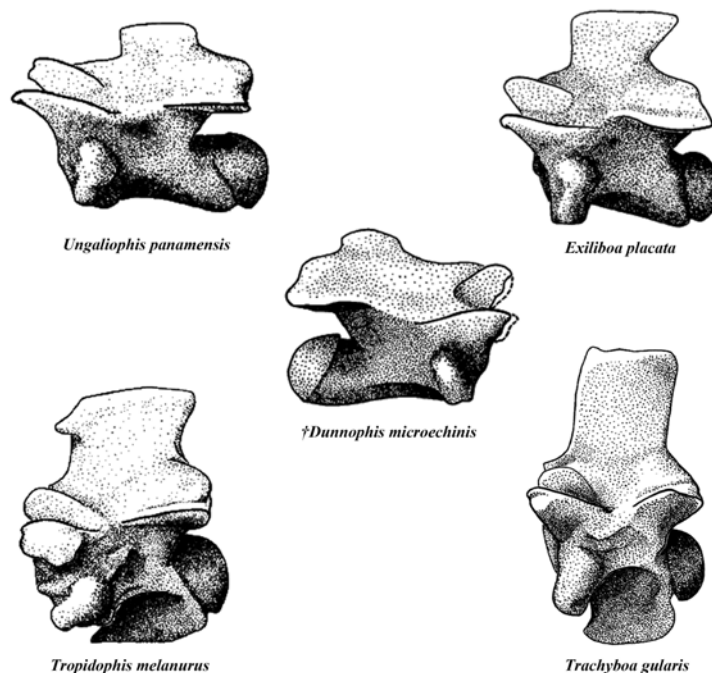
Osteológicamente, estas dos agrupaciones de serpientes pueden ser claramente reconocidas, ya que existen conspicuas diferencias entre ellas. La anatomía craneana entre estos dos grupos resulta notablemente diferente (Fig. 126), detallándose a continuación los caracteres más relevantes. El cráneo de los Tropidophiidae posee una región postorbitaria de longitud similar a la región preorbitaria, el proceso medial (coanal) del palatino se encuentra ampliamente expandido, el parietal posee una tabla dorsal conspicua y carece de procesos supratemporales, los pilares interolfatorios se encuentran suturados, el hueso compuesto posee una conformación del tipo “colubroideo” (cresta prearticular notablemente desarrollada, cresta surangular reducida, lo cual expone lateralmente a la fosa mandibular), entre otros caracteres. En contraposición, los

Ungaliophiidae poseen una región postorbitaria notablemente más larga que la región preorbitaria, el proceso medial (coanal) del palatino se encuentra reducido a un pequeño proceso elongado, no existe tabla parietal y los procesos supratemporales se encuentran bien desarrollados, los pilares interolfatorios se encuentran fusionados, y el hueso compuesto posee una morfología del tipo “booideo” (cresta surangular bien desarrollada, no se observa la fosa mandibular lateralmente). Como bien resaltarán Szyndlar et al. (2008: 394) estas nuevas hipótesis que proponen la condición polifilética de Tropidophiidae encuentran un claro correlato anatómico en el esqueleto postcraneano (Fig. 127), habiendo sido reconocida desde los extensos trabajos publicados por Bogert (1968a,b) y otros trabajos posteriores (Szyndlar y Rage, 2003; Szyndlar et al., 2008). Así, *Ungaliophis* y *Exiliboa* poseen una morfología en las vértebras precloacales caracterizada por un centro vertebral relativamente elongado, espinas neurales de pequeño tamaño y comenzando por detrás del zigosfeno, carena hemal presente en las vértebras troncales medio-posteriores, y ausencia de foramen paracotilar. Contrastando con esta morfología, las vértebras precloacales de *Tropidophis* y *Trachyboa* se caracterizan por poseer un centro vertebral relativamente corto, espinas neurales altas y desarrolladas a partir del borde anterior del zigosfeno, presencia de hipoapofisis cuadrangulares en las vértebras troncales medio-posteriores y presencia de foramen paracotilar (en algunas especies de *Tropidophis* este foramen no se encuentra).

Hasta el momento, los restos fósiles asignados a Tropidophiidae resultan numerosos, correspondiendo casi exclusivamente a materiales vertebrales (Hecht, 1959; Rage, 1984; Szyndlar y Rage, 2003; Szyndlar et al., 2008) con algunas excepciones (Szyndlar y Böhme, 1996; Szyndlar y Rage, 2003; Baszio, 2004; Schaal y Baszio, 2004). De acuerdo con lo propuesto por Szyndlar et al. (2008), existen en la actualidad 5 géneros de serpientes fósiles referidos a Tropidophiidae: *Rottophis* (Oligoceno Superior de Alemania), *Messelophis* (Eoceno Medio de Alemania), *Platyspondylia* (Eoceno Superior-Oligoceno superior de Francia, Eoceno

Superior de Inglaterra), *Dunnophis* (Paleoceno Superior-Eoceno de EE UU, Eoceno Superior-Oligoceno Inferior de Portugal, Bélgica y Alemania), y *Falseryx* (Oligoceno Inferior de Bélgica). Estas serpientes exhiben un pequeño tamaño, y han sido propuestas como serpientes de hábitos fosoriales (Rage, 1988a; Szyndlar y Böhme, 1996; Baszio, 2004; Schaal y Baszio, 2004; Szyndlar et al., 2008). La asignación a Tropidophiidae de estas serpientes se ha basado principalmente en su morfología vertebral (únicos restos recuperados para *Dunnophis*, *Falseryx*, *Rottophis*), incluso en los casos en los cuales se ha recuperado material craneano. Además, ninguno de estos taxones referidos a Tropidophiidae han sido incorporados en un análisis cladístico, por lo que su posición filogenética dentro de Serpentes es aún incierta.

Llamativamente, los autores que han asignado estos materiales a Tropidophiidae (e.g. Szyndlar y Rage, 2003; Baszio, 2004; Szyndlar et al.,



**Figura 127. Vértabras troncales medias de boas enanas. Modificado de Bogert (1968a,b).**

2008) utilizaron como marco filogenético para sus inferencias a la hipótesis que considera a *Ungaliophis* y *Exiliboa* como pertenecientes a

este clado, algo que resulta en la actualidad al menos dudoso bajo las nuevas fuentes de evidencia filogenética.

Esta situación tiene profundas implicancias en lo que al registro fósil del grupo respecta. De los 5 géneros de serpientes fósiles determinados como posibles Tropidophiidae, solo los géneros *Meeselophis* y *Platyspondylia* incluyen material craneano y postcraneano asociados. *Rottophis* posee restos craneanos muy fragmentarios (ver Szyndlar y Böhme, 1996), por lo que no es posible recuperar caracteres útiles de esa parte del esqueleto.

*Platyspondylia* es un género con tres especies de pequeñas serpientes descrito por primera vez por Rage (1974), de las cuales se han recuperado restos en estratos del Eoceno-Oligoceno Europeo. Este género se encuentra representado por numeroso material, principalmente postcraneano (Fig. 128), aunque se han asignado también a este taxón algunos restos craneanos (Szyndlar y Rage, 2003). El hueso compuesto posee una conformación típica de los booideos (incluyendo a *Ungaliophis* y *Exiliboa*), con una cresta surangular bien desarrollada, ocultando en vista lateral a la fosa mandibular. Como se detallara más arriba, el hueso compuesto de los Tropidophiidae posee una notable reducción de la cresta surangular, estando la cresta prearticular bien desarrollada, situación similar a la observada en Caenophidia. El maxilar atribuido a *Platyspondylia* presenta como diferencia fundamental con los Tropidophiidae su proceso medial (palatino) de conformación cuadrangular, diferente de la presente en *Tropidophis* y *Trachyboa*, ambos mostrando una conformación en punta. Una característica típica del palatino de los Tropidophiidae (presente también en *Taxón A*) es la presencia de un proceso medial (coanal) bien expandido, el cual se encuentra fuertemente reducido en el palatino asignado a *Platyspondylia lepta* y figurado por Szyndlar y Rage (2003: fig. 36u,v,w). La naturaleza laminar y su expansión anteroposterior observada en la vara del cuadrado asignado a *Platyspondylia lepta* por Szyndlar y Rage (2003: fig. 38)



recuerda a la presente en los Tropidophiidae, aunque debe resaltarse que esta morfología es compartida también por otros booideos (e.g. *Aspidites*).

McDowell (1987: 24) propone que *Platyspondylia* se encuentra relacionado a *Ungaliophis*, por lo que decide incorporarlo a su subfamilia Ungaliophiinae. Esta inferencia la realizó solo diciendo escuetamente que dicha asignación se basa en la similitud del hueso compuesto y del palatino entre estos taxones, sin detallar los caracteres que utilizó. De manera similar,

Underwood (1976: 172) propone la inclusión de *Platyspondylia* dentro de Tropidophiidae, no argumentando esta observación. Szyndlar y Rage (2003: 81, fig. 38) utilizan la morfología del cuadrado asignado a *Platyspondylia lepta* para afirmar la pertenencia a Tropidophiidae de este género. Por último, Szyndlar et al. (2008: 401) enfatizan que la asignación de *Platyspondylia* a Tropidophiidae se debe principalmente a la morfología de los elementos craneanos.

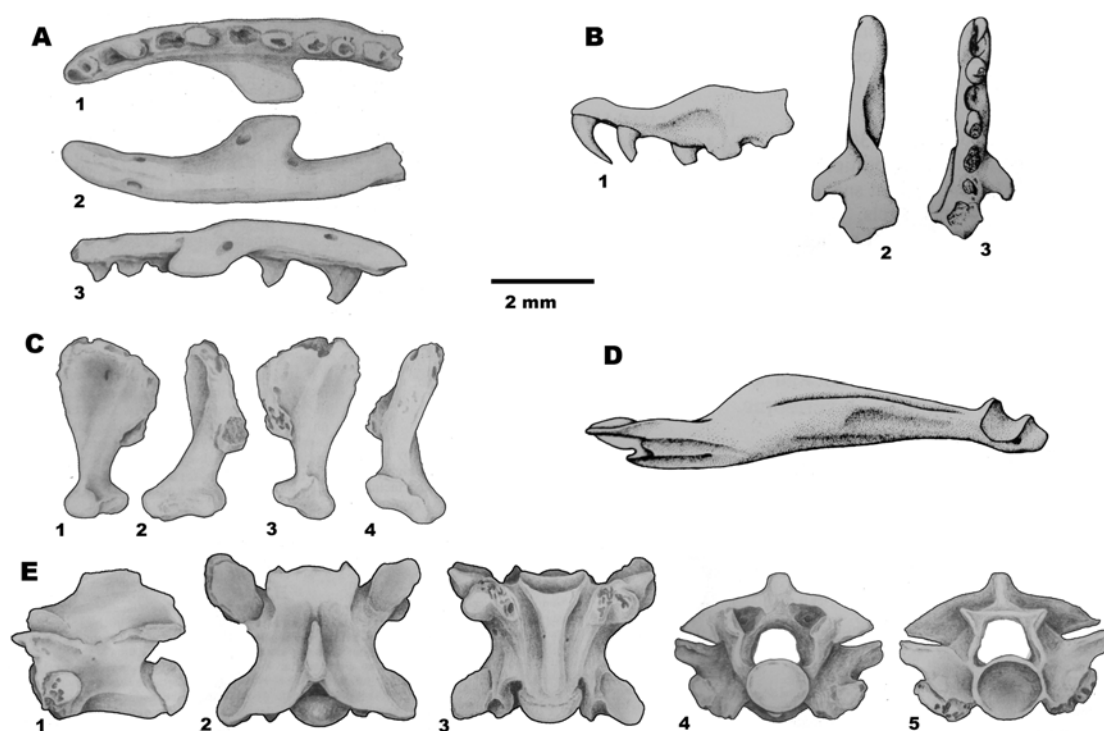
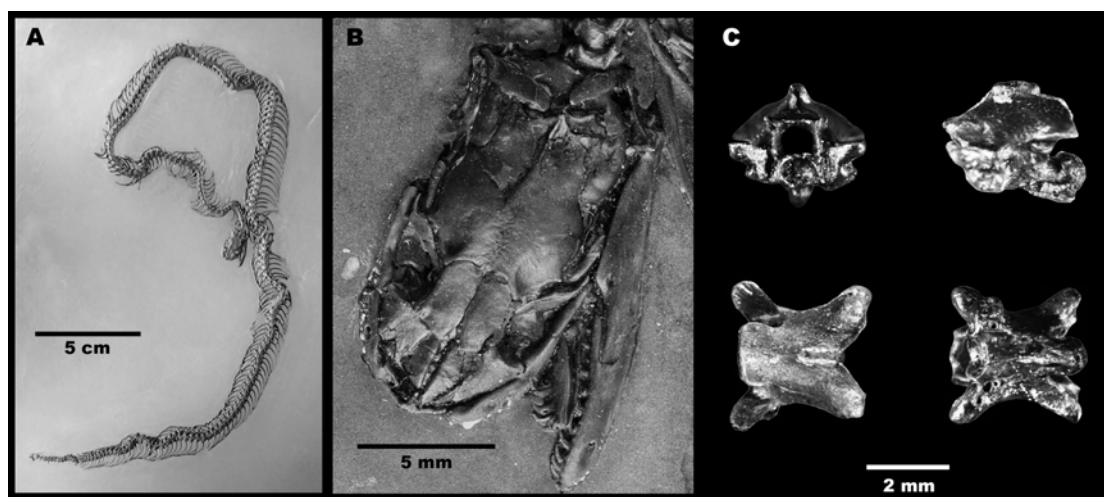


Figura 128. Materiales referidos a *Platyspondylia lepta*. A, vista ventral (1), dorsal (2) y medial (3) del maxilar izquierdo; B, vista lateral (1), dorsal (2) y ventral (3) del palatino izquierdo; C, vista lateral (1), posterior (2), medial (3) y anterior (4) del cuadrado izquierdo; D, vista medial del hueso compuesto

**derecho; E, vértebra troncal media en vista lateral (1), dorsal (2), ventral (3), posterior (4) y anterior (5). Modificado de Szyndlar y Rage (2003).**

Uno de los taxones fósiles más completos e interesantes que ha sido propuesto como perteneciente a Tropidophiidae es *Messelophis*, género de serpiente procedente del Konservat-lagerstätte Eocénico de Messel, Alemania (Baszio, 2004). Las dos especies del género, *M. variatus* y *M. ermannorum*, son conocidas a través de numerosos ejemplares que constan de cráneo y postcráneo articulados, algunos de ellos con una excelente preservación (Fig. 129). Llamativamente, los estudios realizados hasta el momento sobre estas serpientes consisten en someras descripciones, basadas casi exclusivamente en la anatomía de la columna vertebral (Baszio, 2004; Schaal y Baszio, 2004). Asimismo, no se han realizado análisis cladísticos que permitan establecer su ubicación filogenética dentro de Serpentes. Baszio (2004) y Schaal y Baszio (2004), sugirieron que *Messelophis* posee afinidades con los booideos Erycinae y con los Tropidophiidae (considerando a *Ungaliophis* y *Exiliboa* como parte de esta agrupación). Estos autores establecieron la relación de *Messelophis* con los tropidophiidae basándose principalmente en caracteres de la columna vertebral compartidos con el género extinto *Dunnophis*, siendo el principal carácter tenido en cuenta por estos autores el tamaño y morfología de la espina neural. Szyndlar et al. (2008), realizaron algunos comentarios acerca de las afinidades de *Messelophis*, sugiriendo que las relaciones con los Erycinae fueron realizadas sobre la base de caracteres taxonómicamente irrelevantes. Además, estos autores remarcaron la incongruencia de la posible asignación de *Messelophis* a Tropidophiidae, utilizando como evidencia la presencia de dientes en el premaxilar (tanto los Tropidophiidae como los Ungaliophiidae poseen un premaxilar edéntulo) y el alto número de vértebras precloacales que posee este género de serpiente. Aparte de estos caracteres remarcados por estos autores, existen otros que contradicen la asignación de *Messelophis* a Tropidophiidae. La región postorbitaria del cráneo posee una mayor



**Figura 129.** *Messelophis ermannorum*, vista dorsal del ejemplar holotipo (A), Vista dorsal del cráneo (B), vértebra troncal media (C). Modificado de Schaal y Baszio (2004).

longitud que la región preorbitaria, carácter presente en booideos (incluyendo a *Ungaliophis* y *Exiliboa*). Al igual que lo expuesto más arriba para *Platyspondylia*, la estructura del hueso compuesto resulta típicamente booidea, con una cresta surangular bien desarrollada y cubriendo en vista lateral a la fosa mandibular. El parietal posee los procesos supratemporales notablemente desarrollados al igual que en *Ungaliophis*, *Exiliboa*, y otros booideos, diferenciándose del parietal breve anteroposteriormente y sin procesos supratemporales presente en *Tropidophis* y *Trachyboa*. Además de estos caracteres craneanos, Szyndlar et al. (2008) enumeraron una serie de caracteres presentes en la anatomía vertebral que contrastan claramente con la morfología que presentan los Tropidophiidae.

Aunque para corroborar la filiación de estas serpientes extintas es requisito necesario incluirlas en un análisis cladístico, por lo anteriormente expuesto la asignación de *Platyspondylia* y *Messelophis* a Tropidophiidae resulta cuanto menos dudosa, ya que estas serpientes poseen numerosos caracteres que las relacionan más a los Booidea. Así, se considera a estas pequeñas serpientes como Booidea insertae sedis, hasta que mayores argumentos ayuden a conocer fehacientemente su parentesco con los demás grupos de serpientes.

Tomando en cuenta el análisis anteriormente realizado de los posibles Tropidophiidae fósiles propuestos, la evidencia indica que incluso los taxones más completos hallados hasta la fecha existen serios argumentos para pensar que éstos no se encuentran relacionados a los Tropidophiidae actuales. De demostrarse esta hipótesis, el registro fósil del grupo resulta prácticamente nulo, con excepción de la mención de Holman (2000) de una vértebra asignada a *Tropidophis* procedente del Neógeno de Florida, EEUU.

Como ya fuera puntualizado en el Cap. 6, los resultados del análisis filogenético realizado en esta tesis indican que el Taxón A representa el grupo hermano de los Tropidophiidae actuales (*Tropidophis* y *Trachyboa*). Por lo tanto, si tenemos en consideración que existen serias dudas acerca de la filiación de los fósiles asignados previamente al grupo, el Taxón A emerge como la única serpiente fósil cercanamente emparentada a los Tropidophiidae.

Algo para destacar, es que la morfología vertebral del Taxón A exhibe ciertas diferencias a la observada en los Tropidophiidae, como ser la presencia de carena hemal en las vértebras de la región troncal medio-posterior, la ausencia de foramen paracotilar, y la espina neural restringida a la región posterior del arco neural. Esta diversidad morfológica refuerza aún más la necesidad de analizar críticamente los materiales aislados que presenten rasgos similares a los presentes en el grupo, lo cual evitará formular erróneas hipótesis de parentesco.

Actualmente, las especies de *Trachyboa* y *Tropidophis* se encuentran distribuidas en el dominio Neotropical, en Centro y Sudamérica (Zug et al., 2001). Esta distribución ha sido utilizada como argumento para inferir un origen Americano para este grupo de serpientes (Duellman, 1979; Rage, 1981, Szyndlar et al., 2008), siendo ésta la única evidencia utilizada para formular tal hipótesis. Por lo tanto, la presencia del Taxón A en Sudamérica representa la primer evidencia fehaciente que sustenta la hipótesis de un origen Americano para los Tropidophiidae, los cuales según el registro de esta nueva serpiente fósil, poseen una larga

historia en el continente, comenzando su historia cuanto menos en el Paleoceno.

Underwood (1976), en su análisis de las relaciones filéticas de los Boidae, propone que los Tropidophiidae representan un relictos gondwánico, los cuales resultaron de una radiación de pequeñas boas a principios del Terciario, siendo los Tropidophiidae sobrevivientes de esa radiación. El registro del Taxón A en el Paleoceno inferior-Medio resulta la primer evidencia a favor de dicha radiación.

### **8.2.2 El Taxón B y la evolución del sistema de inoculación de veneno en las serpientes**

Tanto por su particular morfología maxilar como así también por su posición filogenética basal con respecto a los Caenophidia, *Taxón B* resulta uno de los taxones fósiles más relevantes para reanalizar las hipótesis previamente propuestas acerca del origen y evolución del sistema de inoculación de veneno en las serpientes avanzadas, con profundas implicancias en el debate acerca del origen y evolución de las serpientes avanzadas.

La mayoría de las serpientes avanzadas (Caenophidia) poseen dientes modificados en el maxilar asociados con una glándula de posición postorbital, ambas estructuras conformando un especializado complejo morfofuncional llamado sistema de inoculación de veneno (de ahora en más SIV), el cual inyecta las secreciones tóxicas producidas por la glándula postorbitaria (Kochva, 1978; Cundall y Greene, 2000; Jackson, 2003). Esta notable innovación anatómica probablemente haya estado ligada con la espectacular radiación adaptativa de las serpientes Caenophidia, las cuales constituyen uno de los grupos de reptiles taxonómicamente más diverso de la actualidad, contando con más de 2500 especies alrededor del mundo (Zug et al., 2001). Este complejo anatómico-funcional ha suscitado el interés de numerosos investigadores durante décadas, los cuales abordaron la problemática del origen y evolución de este sistema, principalmente a través de comparaciones entre las distintas

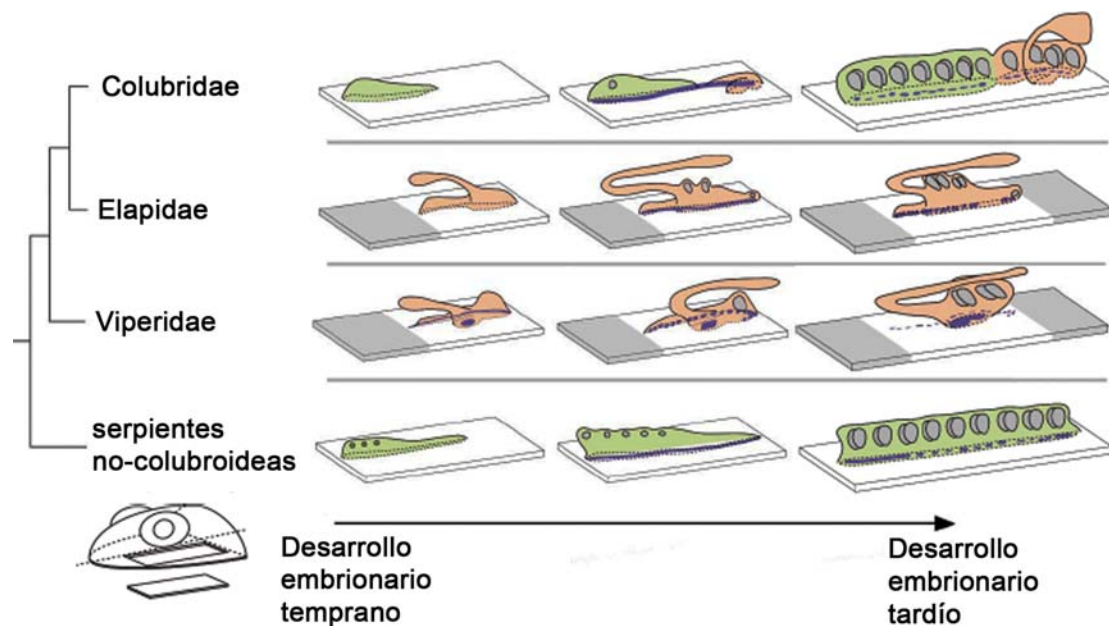
especies actuales de serpientes avanzadas (e.g. Johnson, 1956; Gans, 1961; Kardong, 1982; McDowell, 1986; Kochva, 1987; Jackson, 2003). Sobre la base de este tipo de evidencia, predominaron las hipótesis que sugerían la aparición del SIV como resultado de un mejoramiento progresivo y linear del sistema de inoculación “imperfecto” de los colubridos (i.e. dientes maxilares posteriores modificados) hasta llegar a los sistemas “perfeccionados” conformados por dientes inoculadores anteriores de elapidos y viperidos (Kardong, 1982).

Savitsky (1980) propuso que las serpientes Colubroides se originaron a partir de la ventaja adaptativa que les dio una mejora en la locomoción, la cual estuvo propiciada por falta de necesidad de la constricción como método de manipulación y captura de la presa, ya que estas actividades recaen en el SIV. Además, postula que este escenario evolutivo se vio potenciado a la vez por la aparición durante el Mioceno de zonas abiertas y la radiación adaptativa de los roedores. Observaciones efectuadas en algunas especies de colubrininos (e.g. *Elaphe*, *Lampropeltis*) de hábitos constrictores carecen de acinos serosos en la glándula postorbitaria (Taub, 1966, 1967), mientras que representantes del mismo clado no son constrictores (*Chironius*, *Opheodrys*) poseen la glándula postorbitaria (Duvernoy) muy bien desarrollada, evidencia a favor de una directa relación entre constricción y desarrollo de la glándula venenosa.

Desde el trabajo publicado por Savitsky (1980), han sido publicados numerosos trabajos con respecto a los SIV en serpientes, muchos de los cuales se basan en modernas metodologías moleculares y sistemáticas. Estos nuevos aportes nos hablan acerca de que el SIV en los Colubroides apareció tempranamente en su evolución, siendo en cada grupo una complejización diferente la que dio origen a los grupos que existen en la actualidad (Vidal, 2002; Jackson, 2003; Vonk et al., 2008). Según la información aportada por la anatomía y la sistemática filogenética (basada principalmente en caracteres moleculares), tres transformaciones se habrían sucedido durante la evolución de los Caenophidia y que desembocaron en la aparición de los SIV: 1) desarrollo de la glándula de

veneno, 2) especialización de los dientes inoculadores a partir de los dientes maxilares posteriores, y 3) desplazamiento anterior del músculo pterigoideo hacia una posición asociada con los dientes maxilares posteriores. Más recientemente, análisis filogenéticos moleculares (Vidal, 2002) y técnicas moleculares aplicadas al desarrollo embrionario (Vonk et al., 2008) han arrojado nueva luz acerca de este activo y apasionante debate, infiriendo que la aparición del SIV no ocurrió bajo un escenario gradualista en cada grupo como previamente se había sugerido, y que este surgió tempranamente en los diferentes grupos de Caenophidia. Esto se ha visto reforzado gracias a descubrimientos moleculares recientes (Fry et al., 2003; Fry y Wuster, 2004; Fry, 2005), los cuales sugieren que la batería enzimática producida por las glándulas de veneno de los Colubroides, la cual es generada gracias al reclutamiento de enzimas propias de otros órganos (e.g. páncreas) mediante la activación de los genes codificantes de éstas en el epitelio secretor de las glándulas de veneno, estuvo presente desde los primeros momentos en la evolución de este clado.

Recientemente, Vonk y colaboradores (2008) publicaron un trabajo clave para comprender el origen y evolución de las distintas morfologías existentes en SIV en serpientes. Estos autores utilizaron marcadores moleculares durante el desarrollo embrionario de la banda odontogénica maxilar (primordio embrionario del hueso maxilar, entre otros órganos) en varios taxa de serpientes avanzadas, utilizando a la serpiente no venenosa *Liasis* como control. Estos autores notaron que, durante el desarrollo embrionario, las serpientes Colubroides exhiben una diferenciación temprana de la banda odontogénica en una región anterior y otra posterior claramente diferenciables, siendo la región posterior compartida por el primordio de la glándula postorbitaria (i.e. glándula productora de toxinas). La región anterior de esta banda odontogénica sólo continúa su trayectoria normal en las serpientes con dientes diferenciados



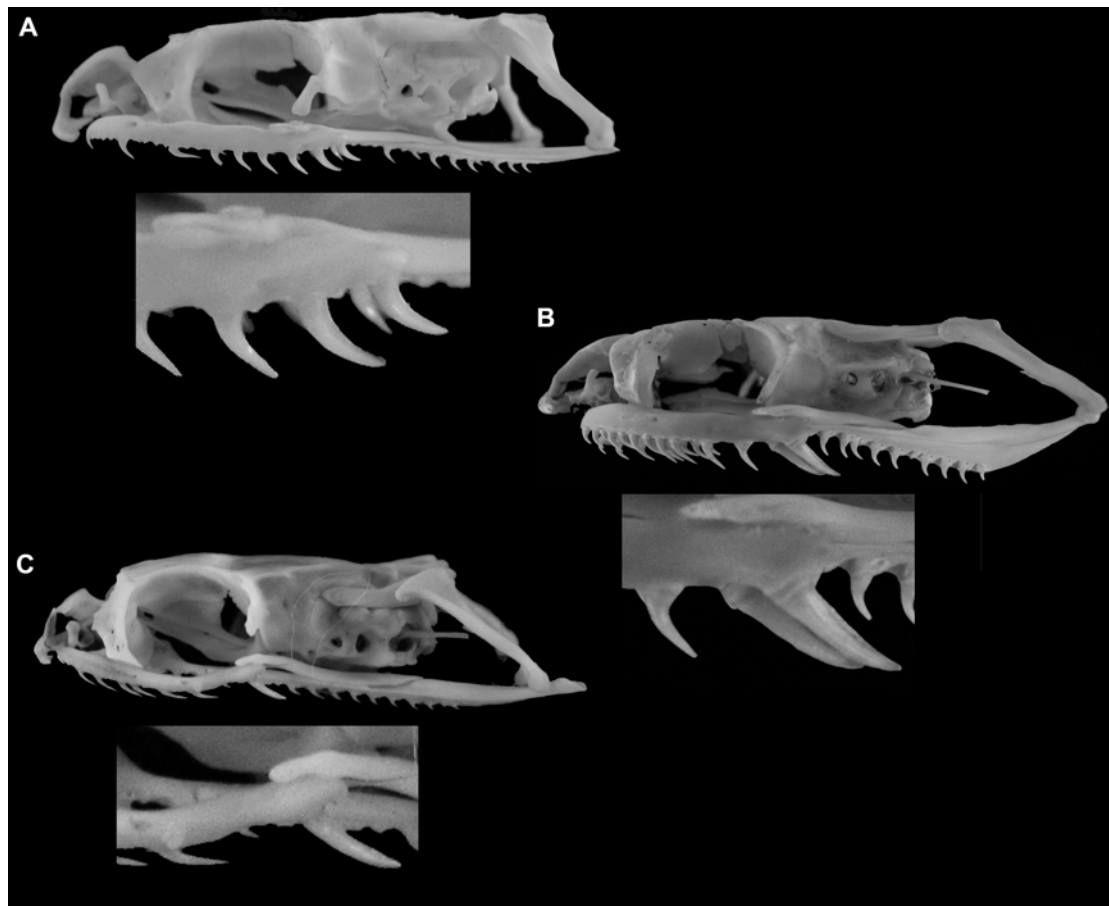
**Figura 130. Modelo de desarrollo embrionario de la lámina dentaria correspondiente al maxilar propuesto por Vonk et al. (2008).**

posteriormente derivando en la lámina dentaria, la cual se invagina y genera la dentición de esa región anterior del maxilar. En las serpientes con dientes tubulares frontales (Elapidae y Viperidae) se observa una obliteración de esta región anterior de la lámina dentaria, siendo la región posterior de la banda odontogénica la que continúa su desarrollo generando la dentición inoculadora y la glándula de veneno, disponiéndose anteriormente por medio de modificaciones alométricas durante etapas más tardías de la ontogenia prenatal. Así, estos autores generaron un modelo evolutivo (Fig. 130), el cual muestra que en los Colubroides existe un desacople en el desarrollo de la banda odontogénica, el cual promovió el desarrollo de la glándula de veneno y la dentición asociada para inocular las secreciones tóxicas, siendo este SIV una sinapomorfía de las serpientes avanzadas. Más interesante aún, mediante el análisis morfológico observaron que modificaciones en la región posterior del maxilar se encuentran íntimamente ligadas a la presencia en esas serpientes de ese desacople durante el desarrollo embrionario, lo cual tiene profundas implicancias para el estudio de las formas fósiles y su posible rol en la evolución del veneno en las serpientes.



Lamentablemente, la paleontología ha estado prácticamente ausente en este debate debido a que el registro fósil de las serpientes derivadas resulta sumamente fragmentario, consistiendo casi exclusivamente en vértebras aisladas. Estos primeros registros de serpientes avanzadas proceden del Eoceno (Rage, 1988b; Rage et al., 1992; Rage et al., 2003; Head et al., 2005; Rage et al., 2008). No obstante, recientes aproximaciones mediante la utilización de filogenias moleculares calibradas muestran que las serpientes derivadas tendrían su origen hacia finales del Mesozoico-principios del Cenozoico (Vidal et al., 2009), remarcando aún más lo incompleto del registro fósil del grupo y nuestro desconocimiento acerca de las etapas tempranas en la evolución del veneno en las serpientes.

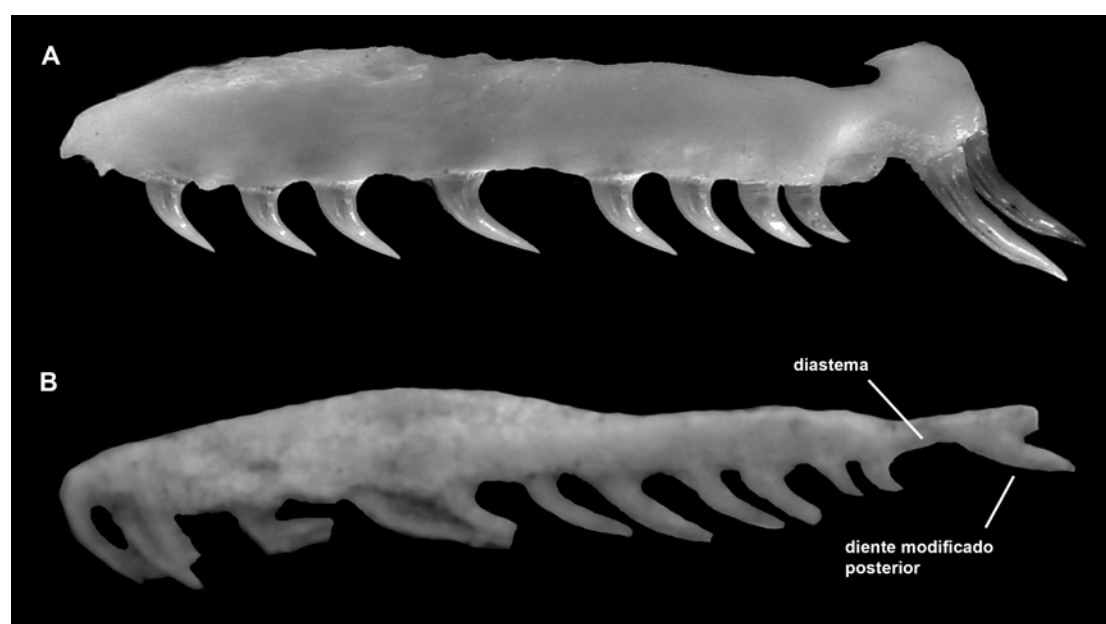
Hasta el momento, los registros mas antiguos de maxilares con alguna modificación en la dentición (i.e. dientes inoculadores) corresponden a restos fragmentarios procedentes del Mioceno Inferior-Medio (Whistler y Wright, 1989; Szyndlar, 1991; Szyndlar y Rage, 2002; Scanlon et al., 2003; Kuch et al., 2006), los cuales han sido asignados indudablemente a grupos que poseen representantes actuales como Viperidae, Elapidae y probablemente Colubroidea. Las conspicuas características anatómicas presentes en el Taxón B (presencia de una diastema, anisodoncia) muestran llamativas similitudes a las observadas en Colubroides (ver Cap. 5.2; Fig. 131), más específicamente con los taxones de esta agrupación de serpientes avanzadas que poseen dientes modificados en la región posterior del maxilar (e.g. Colubridae, Dipsadidae), ya que muchos de estas serpientes exhiben al igual que en el Taxón B una diastema y dientes con diferente morfología en la región posterior del maxilar (Fig. 132). Varios autores (e.g. Vidal, 2002; Jackson, 2003) han postulado que esta diferenciación morfológica del maxilar y su dentición posterior son rasgos característicos de las serpientes que poseen una glándula postorbitaria secretora de veneno. Además, según Vonk et



**Figura 131. Condición en Colubroides con la dentición maxilar modificada posteriormente. A, *Mastigodryas bifossatus*, observándose la continuidad de la hilera dentaria y un leve aumento de tamaño de los dos últimos dientes; B, *Hydrodynastes gigas*, sin diastema y con los dos dientes posteriores conspicuamente diferenciados; C, *Thamnodynastes hypoconia*, diastema presente y dientes posteriores modificados.**

al. (2008) esta diferenciación es un indicativo de que existió durante el desarrollo embrionario una región posterior diferenciada de la banda odontogénica (sensu Vonk et al., 2008), la cual da origen a la región posterior del maxilar, su dentición diferencial, y a la vez a la glándula de veneno postorbitaria. Todo esto permite inferir que el Taxón B poseyó una glándula productora de secreciones venenosas asociada a los dientes diferenciados alojados por detrás de la diastema. Esta estructura probablemente haya estado presente incluso antes de la aparición de modificaciones en el maxilar y su dentición (Fry et al., 2003; Fry y Wuster, 2004; Fry, 2005), lo cual se encuentra de acuerdo a la presencia de esta glándula venenosa en Taxón B.

Si este es el caso, Taxón B representa el registro más antiguo de un SIV conocido, ya que como se mencionó más arriba, los registros más



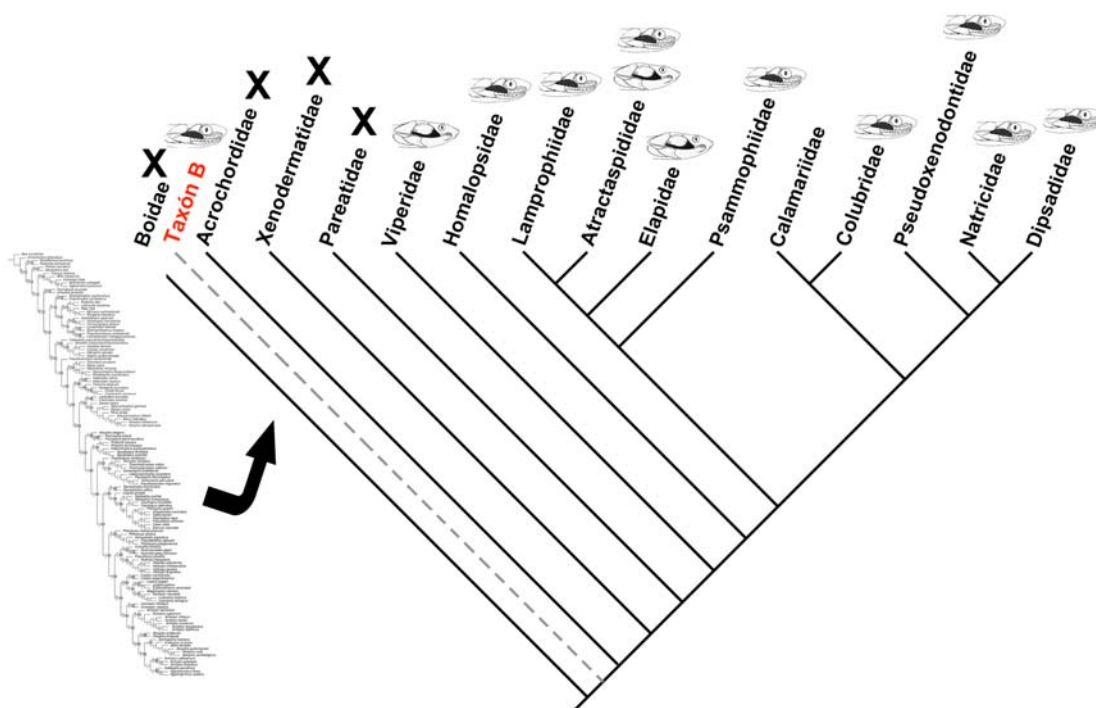
**Figura 132. Morfología dentaria maxilar, apreciándose la diferencia morfológica entre los dientes anteriores y posteriores (condición anisodonte). A, maxilar izquierdo de *Boiruna maculata* (Colubroides); B, maxilar izquierdo del Taxón B *anisodonta*. No a escala.**

antiguos hasta el momento de este sistema en las serpientes proceden del Mioceno. Así, la presencia de un maxilar con diastema posterior y dentición modificada en el Taxón B (Paleoceno Inferior-Medio) nos está indicando que la aparición de un SIV en las serpientes fue muy anterior a lo que previamente conocíamos, demostrando que ya existían sistemas de inoculación de veneno hace unos 60 millones de años aproximadamente.

Los grupos basales de Caenophidia (Acrochordidae, Xenodermatidae), más derivados que el Taxón B, no exhiben modificaciones dentarias en el maxilar de ningún tipo (Bogert, 1964; Hoffstetter y Gayrard, 1965; obs. pers.), concomitantemente con la ausencia (Acrochordidae) o presencia muy difusa (Xenodermatidae) de acinos serosos en la glándula postorbitaria (Taub, 1966, 1967), indicando la ausencia de SIV en los clados basales de Caenophidia.

Lamentablemente, el estudio de Vonk y colaboradores no incluyó representantes de estos dos clados, por lo que desconocemos si en estos

taxones existe o no una diferenciación embrionaria de la banda odontogénica maxilar, lo cual permitiría saber si estas ausencias se deben a pérdidas secundarias las etapas en el desarrollo del maxilar en estas serpientes. Así, la posición filogenética de Taxón B como el grupo hermano de los Caenophidia, sugiere que el sistema de inoculación de veneno apareció incluso antes de la aparición de los Colubroides, indicando la presencia de SIV en otros Macrostromata derivados aparte de los Colubroides (Fig. 133). Hasta el momento, las únicas serpientes documentadas que poseen un SIV son los Colubroides (Kochva, 1978; Jackson, 2003), por lo que la presencia de un SIV en Taxón B resulta el primer caso documentado de este complejo morfofuncional por fuera de este clado. De esta manera, la información aportada por *Taxón B* permite inferir que la presencia de SIV no resultaría ser un atributo exclusivo de los Colubroides como fuera propuesto por autores previos (e.g. Savitsky, 1980; Vidal, 2002; Jackson, 2003; Vonk et al., 2008), sugiriendo una más amplia presencia de



**Figura 133. Hipótesis filogenética propuesta por Zaher et al. (2009) de las serpientes derivadas (Caenophidia). Sobre esta hipótesis se ha ubicado al Taxón B y a la vez se optimizó la presencia de sistemas de inoculación de veneno.**

SIV dentro de las serpientes derivadas. Este novedoso escenario invita a repensar la distribución del veneno y su sistema de inoculación en las serpientes avanzadas, existiendo nueva evidencia indicando que la presencia de veneno en las serpientes resultó ser una estrategia evolutiva mas ampliamente distribuida de lo que se pensaba hasta el momento.

Según McDowell (1975: 15), los taxones de Macrostromata derivados como Tropicophiidae, los cuales muestran caracteres derivados compartidos con los Colubroides, representan invasiones de los nichos ecológicos de los Colubroides anteriores a la aparición de éstos. La incorporación del Taxón B dentro de los Macrostromata derivados no-Colubroides indicaría que dicha invasión incorporó además la aparición de SIV, sugiriendo a su vez que, además de los vivientes, han existido otros taxones hasta ahora no registrados de serpientes derivadas que habrían ocupado estos nichos ecológicos, inclusive portando rasgos complejos como los SIV.

Los restos más antiguos asignados a Caenophidia fueron hallados en el continente Asiático, por lo que históricamente se ha situado al origen del grupo en esa región del planeta (Rage, 1988; Rage et al., 1992; Rage et al., 2003; Head et al., 2005; Rage et al., 2008). Sin embargo, la presencia del Taxón B en Sudamérica nos está sugiriendo que la historia biogeográfica del grupo resulta más compleja, abriéndose la posibilidad de que Sudamérica haya jugado un rol preponderante en el origen de los Caenophidia.

Lamentablemente, nuestro registro fósil del Paleógeno es muy pobre, por lo que desconocemos casi totalmente que grupos de serpientes avanzadas han existido en Sudamérica, aunque los registros de Tiupampa (Taxón A y Taxón B) como así también los taxones exhumados en otras localidades Paleógenas como por ejemplo Itaboraí, Brasil (Rage, 1998, 2001) nos están indicando que varios grupos de serpientes en ese periodo estaban conspicuamente presentes en el continente, indicando así una importante relevancia del continente Sudamericano en la evolución de los Macrostromata derivados en general.

## Capítulo 9 – Conclusiones



- Con base en la revisión del material existente, se ha podido describir de manera minuciosa la osteología de *Najash rionegrina*. Los restos craneanos asignados a esta especie poseen los siguientes caracteres relevantes: presencia de un pié columelar de grandes dimensiones y articulado al otooccipital, proceso basipterigoideo de características similares a los saurios, dentario con dos forámenes mentonianos y una sínfisis mandibular formada por una pequeña faceta articular. Con respecto al esqueleto postcraneano, *Najash* exhibe un alto número de vértebras presacras (+ de 120) las cuales poseen forámenes parazigantrales, pelvis con sus elementos constitutivos reducidos y de forma tubular, vértebras sacras presentes con un contacto reducido con la cintura pélvica, miembro posterior desproporcionadamente pequeño en relación a la longitud corporal, y fémur con trocánter mayor conspicuo.
- Se han podido reconocer varios caracteres anatómicos novedosos pertenecientes al cráneo de *Dinilysia patagonica*, ampliando considerablemente el conocimiento acerca de la anatomía craneana de este relevante taxón Mesozoico. Algunos caracteres como la ausencia de lámina vertical (medial) del nasal, el tipo de contacto entre vomer y palatino similar al presente en otros Squamata, lámina anterior del prefrontal ausente, y la articulación entre la columela y el otooccipital, han sido reconocidos por primera vez. Se confirma la presencia de crista circumfenestralis, y la osificación de posición distal a la vara columelar presente en *Dinilysia* no puede ser interpretada como extracolumela. Con respecto a la anatomía endocraneana, en líneas generales *Dinilysia* se asemeja notablemente con las serpientes actuales, exhibiendo una sella turcica conspicua y posteriormente bordeada por un dorsum sellae bien desarrollado en el piso del neurocráneo, el oído interno con un enorme tamaño de la cavidad vestibular asociado al enorme desarrollo de la cápsula otica, y la ausencia del pilar telencefálico. En cuanto al desarrollo postnatal, los ejemplares juveniles de *Dinilysia patagonica* muestran un avanzado

estado de osificación, estando ya constituidos todos los huesos craneanos (al menos los conservados) presentes en los individuos adultos, fusión del exoccipital y del opistotico completa, fontanela parietal ausente, y proceso supraestapedia constituido por una estructura independiente que se fusiona al cóndilo cefálico.

- Las evidencias actualmente existentes indican que *Dinilysia patagonica* habitó en ambientes terrestres, y poseyó unos 2,00-2,20 metros de longitud corporal. Esta longitud corporal, como así también la presencia de espinas neurales bien desarrolladas, indica que *Dinilysia* no fue un reptil de hábitos fosoriales.
- La kinesis craneana de *Dinilysia* resulta similar a la presente en otros saurios, con la excepción de una mínima/nula estreptostilia y una pequeña traslación bilateral en sentido anteroposterior de las arcadas palatomaxilares, la cual produciría un movimiento del rostro en dirección dorsal con pivot en el particular contacto nasal-frontal que este escamado posee. A su vez, existiría una importante flexión de las ramas mandibulares a través de la articulación intramandibular, la cual exhibe una estructura similar a la presente en serpientes actuales.
- Según el análisis filogenético realizado en esta tesis, *Najash* y *Dinilysia* no conforman un clado Sudamericano de saurios serpentiformes como fuera propuesto previamente. De hecho, estos dos escamados son los grupos hermano sucesivos del clado Serpentes, siendo así los Squamata más cercanamente emparentados con este grupo.
- La información filogenética recuperada coincide con la hipótesis que propone a las serpientes marinas cretácicas provenientes de Medio Oriente como parte del grupo de los Macrostromata, sugiriendo una invasión temprana del medio marino por parte de las serpientes. De esta manera, la posición filogenética obtenida para estas serpientes cretácicas descarta la posibilidad de un origen marino para el clado Serpentes. De manera similar, los “Madtsoiidae” australianos



*Wonambi* y *Yurlunggur* se encuentran conformando un clado anidado dentro de Macrostromata, alejándose de esta manera del debate sobre el origen de las serpientes.

- El nuevo escenario evolutivo propuesto para el origen de las serpientes indica que las principales transformaciones anatómicas que promovieron el origen del grupo ocurrieron en ambientes terrestre. Estas transformaciones probablemente tuvieron como fuerza selectiva a la alternancia de hábitos de vida fosoriales-de superficie que se registraron a lo largo de la historia evolutiva del grupo. *Najash* y *Dinilysia* representan la primer invasión de los ambientes de superficie dentro del linaje que condujo a las serpientes, habiéndose producido en esta etapa numerosas transformaciones a nivel craneano y postcraneano. *Najash*, *Dinilysia* y las serpientes comparten un antecesor común con los Scincoidea fosoriales, indicando así un pasado fosorial en el cual se produjeron transformaciones drásticas del plan corporal, las cuales perduran hasta hoy en las serpientes.
- El Taxón A procedente del Paleoceno de Bolivia posee como características anatómicas principales: premaxilar edéntulo, prefrontal con el foramen lacrimal abierto ventralmente y una superficie de articulación con el maxilar reducida a la región posteroventral, palatino con un conspicuo proceso coanal, maxilar sin proceso ascendente y con un proceso ectopterigoideo bien desarrollado, dentario con un solo foramen mentoniano y un proceso dentígero desarrollado. Con respecto al esqueleto postcraneano, este nuevo taxón carece de hipoapófisis en la región troncal medio-posterior, el arco neural exhibe una espina neural pequeña y restringida a la región posterior del mismo, y carece de proceso preszigapofisiario y foramen paracotilar.
- Según el análisis filogenético efectuado, el Taxón A representa el grupo hermano de las pequeñas boas Neotropicales Tropidophiidae (*Trachyboa*+*Tropidophis*), constituyendo así el primer registro fósil filogenéticamente corroborado relacionado a este grupo de serpientes

Neotropicales. Así, es posible inferir que la historia de estas serpientes posee una edad mínima de 60 millones de años en el continente Americano, indicando muy probablemente que los Tropidophiidae se habrían originado en este continente.

- El Taxón B procedente de la Formación Santa Lucía (Paleoceno) posee como rasgos anatómicos más destacables la presencia de un vomer de tipo booideo, prefrontal con una reducida lámina lateral, frontal más largo que ancho y con pilares interolfatorios completamente desarrollados, maxilar con diastema y dientes posteriores de diferente morfología a los anteriores, ectopterigoides de corta longitud, parietal sin proceso supratemporal, y postorbitario proximalmente bifurcado.
- La evidencia filogenética permite ubicar al Taxón B como el grupo hermano de los Caenophidia, constituyéndose como la serpiente fósil más antigua relacionada a este gran grupo de serpientes más derivadas. La morfología del maxilar y su dentición de tipo anisodonte con una notoria diastema y dientes maxilares posteriores, permite inferir que dicha especie poseyó un sistema de inoculación de veneno, el cual representa el registro más antiguo de dicho complejo morfofuncional. Así, la presencia de sistemas de inoculación de veneno parece no ser un atributo propio de los Colubroides como fuera planteado previamente, indicando que el/los sistemas de inoculación de veneno en serpientes estuvieron más ampliamente distribuidos dentro de las serpientes Macrostromata derivadas de lo que se pensó previamente.

## Literatura citada

- Albino AM. 1986. Nuevos Boidae Madtsoiinae en el Cretácico tardío de Patagonia (Formación Los Alamitos, Río Negro, Argentina). ***Actas IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*** 2: 15-21.
- Albino AM. 1989. *Los Booidea (Reptilia, Serpentes) extinguidos del Territorio Argentino*. Tesis doctoral, Universidad Nacional de La Plata, 311 pp.
- Albino AM. 1994. Una nueva serpiente (Reptilia) en el Cretácico Superior de Patagonia, Argentina. ***Pesquisas*** 21 (1): 58-63.
- Albino AM. 1996. Snakes from the Miocene of Patagonia (Argentina) Part II: the Colubroidea. ***Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*** 200: 353-360.
- Albino AM. 1996. The South American Fossil Squamata (Reptilia: Lepidosauria) in Arratia, G. (ed.). ***Contributions of Southern South America to Vertebrate Paleontology***. Munchner Geowissenschaftliche
- Albino AM. 2000. New record of snakes from the Cretaceous of Patagonia (Argentina). ***Geodiversitas*** 22 (2): 247-253.
- Albino A. 2007. Lepidosauromorpha. En: Z Gasparini, L Salgado y RA Coria (eds.), ***Patagonian Mesozoic Reptiles***, pp. 87-115, Indiana University Press, Bloomington & Indianapolis.
- Albino AM & MW Caldwell. 2003. Hábitos de vida de la serpiente Cretácica *Dinilysia patagonica* Woodward. ***Ameghiniana*** 40 (3): 407-414.
- Albino AM, JF Bonaparte & MW Caldwell. 1999. Paleoetología. Agregación en serpientes cretácicas. ***V Congreso Latinoamericano de Herpetología, Montevideo***: 25.
- Alexander G. 2007. Thermal biology of the Southern African python (*Python natalensis*): does temperature limit its distribution?. En: RW Henderson & R Powell (eds.), ***Biology of the boas and pythons***, pp. 51-75, Eagle Mountain publishing.
- Apesteguía S, S De Valais, JA González, PA Gallina & FL Agnolin. 2001. The

- tetrapod fauna of 'La Buitrera', new locality from the basal Late Cretaceous of North Patagonia, Argentina. ***Journal of Vertebrate Paleontology*** 21, 29A (Abstracts).
- Apesteguía S & FE Novas. 2003. Large Cretaceous sphenodontian from Patagonia provides insight into lepidosaur evolution in Gondwana. ***Nature*** 425: 609-612.
- Apesteguía S & H Zaher. 2006. A Cretaceous terrestrial snake with robust hindlimbs and a sacrum. ***Nature*** 440: 1037-1040.
- Aramayo SA y LM Bocanegra. 2003. Icnofacies de *Scoyenia* en la Formación Candeleros (Subgrupo Río Limay, Grupo Neuquén, Cretácico tardío) provincia de Neuquén, Argentina. ***Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial*** 9: 43-48.
- Auffenberg W. 1963. The fossil snakes of Florida. ***Tulane Studies in Zoology*** 10 (3): 131-216.
- Auen EL & DA Langebartel. 1977. The cranial nerves of the colubrid snakes *Elaphe* and *Thamnophis*. ***Journal of Morphology*** 154: 205-222.
- Augé M & J-C Rage. 2006. Herpetofaunas from the Upper Paleocene and Lower Eocene of Morocco. ***Annales de Paléontologie*** 92: 235-253.
- Báez AM & Z Gasparini. 1979. The South American herpetofauna: An evaluation of the fossil record. En: WE Duellman (ed.), ***The South American herpetofauna: its origin, evolution and dispersal***. Monograph 7(2): 29-54. Museum of Natural History (University of Kansas), Kansas.
- Bahl, KN. 1937. The skull of *Varanus monitor*. ***Records of the Indian Museum*** 39 (2): 133-174.
- Baird IL. 1960. A survey of the periotic labyrinth in some representative recent reptiles. ***University of Kansas Science Bulletin*** 41(9): 891-981.
- Baird IL. 1970. The anatomy of the reptilian ear. In: Gans, C, Parsons T S, editors. ***Biology of the Reptilia***. Londres and New York: Academic Press. Vol. 2 p 193-275.

- Barahona F & LJ Barbadillo. 1998. Inter- and intraspecific variation in the post-natal skull of some lacertid lizards. *Journal of Zoology* 245: 393-405.
- Barker DG, JB Murphy & KW Smith. 1979. Social behavior in a captive group of Indian pythons, *Python molurus* (Serpentes, Boidae) with formation of a linear social hierarchy. *Copeia* 1979: 466-471.
- Barrie DJ. 1990. Skull elements and associated remains of the Pleistocene boid snake *Wonambi naracoortensis*. *Memoirs of the Queensland Museum* 28: 139–151.
- Baszio S. 2004a. *Messelophis variatus* n. gen. nov. sp. from the Eocene of Messel: a tropidopheine snake with affinities to Erycinae (Boidae). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 252: 47-66.
- Bell CJ, SE Evans & JA Maisano. 2003. The skull of the gymnophthalmid lizard *Neusticurus ecpleopus* (Reptilia: Squamata). *Zoological Journal of the Linnean Society* 139: 283–304.
- Bellairs A d'A. 1950. The limbs of snakes, with special reference to the hind limb rudiments of *Trachyboa boulengeri*. *British Journal of Herpetology* 4: 73-83.
- Bellairs A d'A. 1984. Closing address, with comments on the organ of Jacobson and the evolution of Squamata, and on the intermandibular connection in Squamata. In: Ferguson MWJ, editor. The structure, development and evolution of reptiles. *Zoological Society of Londres Symposium* 52. Londres: Academic Press. p 665-683.
- Bellairs Ad'A & AM Kamal. 1981. The chondrocranium and the development of the skull in recent reptiles. In: Gans, C, Parsons TS (eds). *Biology of the Reptilia*. Londres and New York: Academic Press. Vol.11 p 1-263.
- Bellairs Ad'A & G Underwood. 1951. The origin of snakes. *Biological Review* 26: 193-237.
- Behrensmeyer AK. 1978. Taphonomic and ecologic information from bone weathering. *Paleobiology* 4: 150-162.

- Behrensmeyer AK. 1982. Time resolution in fluvial vertebrate assemblages. *Paleobiology* 8: 211-227.
- Behrensmeyer, A.K., Hook, R.W., 1992. Paleoenvironmental context and taphonomic modes. In: Behrensmeyer, A.K., Damuth, J.D., DiMichele, W.A., Potts, R., Sues, H.D., Wing, S.L. (Eds.), *Terrestrial Ecosystems Through Time*. The University of Chicago Press, USA, pp. 15– 136.
- Bever GS, CJ Bell & JA Maisano. 2005. The ossified braincase and cephalic osteoderms of *Shinisaurus crocodilurus* (Squamata, Shinisauridae). *Palaeontologia Electronica* 8 (1): 1-36.
- Bogert CM. 1943. Dentitional phenomena in cobras and other elapids with notes on adaptive modifications of fangs. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 81: 285–360.
- Bogert CM. 1964. Snakes of the genera *Diaphorolepis* and *Synophis* and the colubrid subfamily Xenoderminae. *Senckenbergiana Biology* 45 (3/5): 509-531.
- Bogert CM. 1968a. The variations and affinities of the dwarf boa of the genus *Ungaliophis*. *American Museum Novitates* 2340: 1-26.
- Bogert CM. 1968b. A new genus and species of dwarf boa from Southern Mexico. *American Museum Novitates* 2354: 1-38.
- Bogert, CM & BL Matalas. 1945. Results of the Archbold Expeditions, 53. A review of the elapid genus *Ultrocalamus* of New Guinea. *American Museum Novitates* 1284: 1-8.
- Boltt RE & RF Ewer. 1964. The functional anatomy of the head of the puff adder, *Bitis arietans* (Merr.). *Journal of Morphology* 114: 83-106.
- Bonaparte JF. 1991. Los vertebrados fósiles de la Formación Rio Colorado, de la ciudad de Neuquén y cercanías, Cretácico Superior, Argentina. *Revista Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"* 4 (3): 16-123.
- Bonine K. 2005. "*Heloderma suspectum*" (On-line), Digital Morphology. Acceso

Septiembre 2008 en [http://digimorph.org/specimens/Heloderma\\_suspectum/juvenile/whole/](http://digimorph.org/specimens/Heloderma_suspectum/juvenile/whole/).

- Boulenger GA. 1893. ***Catalogue of the snakes in the British Museum (Natural History)***, Vol. 1, Taylor and Francis, Londres.
- Boughner JC, M Buchtova, K Fu, VW Diewert, B Hallgrímsson & JM Richman. 2007. Embryonic development of *Python sebae* – I: staging criteria and macroscopic skeletal morphogenesis of the head and limbs, ***Zoology***, 110: 212-230.
- Brand RL, M Hussey & J Taylor. 2003. Decay and disarticulation of small vertebrates in controlled experiments. ***Journal of Taphonomy*** 1 (2): 69-95.
- Bremer K. 1990. Combinable component consensus. ***Cladistics*** 6: 369-372.
- Brock GT. 1929. On the development of the skull of *Leptodeira hotamboia*. ***Quarterly Journal of Microscopical Sciences*** 73: 289-334.
- Brock GT. 1941. The skull of *Acontias meleagris*, with a study of the affinities between lizards and snakes. ***Journal of Linnean Society (Zoology)*** 41: 71-88.
- Brongersma LD. 1951. Some notes upon the anatomy of *Tropidophis* and *Trachyboa* (Serpentes). ***Zoologische Mededelingen*** 31: 107-124.
- Brooks DR & DA McLennan. 1991. ***Phylogeny, ecology, and behavior***. The University of Chicago Press, Chicago, 434 p.
- Budney SA, MW Caldwell & A Albino. 2006. Tooth socket histology in the Cretaceous snake *Dinilysia*, with a review of amniote dental attachment tissues. ***Journal of Vertebrate Paleontology*** 26(1):138–145.
- Butner A. 1963. An addition to the boid snake subfamily Tropidophinae. ***Copeia*** 1963: 160-161.
- Cadle JE. 1988. Phylogenetic relationships among advanced snakes. A molecular perspective. ***University of California Publications Zoology*** 119: 1-77.
- Cadle JE. 1992. Phylogenetic relationships among vipers: immunological

- evidence. En: JA Campbell y ED Brodie Jr (eds.), ***Biology of the Pitvipers***, pp. 41-48, Selva Natural History Book Publishers, Tyler.
- Caldwell MW. 1999. Squamate phylogeny and the relationships of snakes and mosasauroids. ***Zoological Journal of the Linnean Society*** 125, 115-147.
- Caldwell MW & AM Albino. 2001. Paleoenvironment and palaeoecology of three Cretaceous snakes: *Pachyophis*, *Pachyrhachis*, and *Dinilysia*. ***Acta Paleontologica Polonica*** 46 (2): 203-218.
- Caldwell MW & AM Albino. 2002. Exceptionally preserved skeletons of the Cretaceous snake *Dinilysia patagonica* Woodward, 1901. ***Journal of Vertebrate Paleontology*** 22 (4): 861-866.
- Caldwell MW & J Calvo. 2008. Details of a new skull and articulated cervical column of *Dinilysia patagonica* Woodward, 1901. ***Journal of Vertebrate Paleontology*** 28 (2): 349-362.
- Caldwell MW & C Dal Sasso C. 2004. Soft-tissue preservation in a 95 million year old marine lizard: form, function, and aquatic adaptation. ***Journal of Vertebrate Paleontology*** 24 (4): 980-985.
- Caldwell MW & MSY Lee. 1997. A snake with legs from the marine Cretaceous of the Middle East. ***Nature*** 386: 705-709.
- Camp CL. 1923. Classification of the lizards. ***Bulletin of the American Museum of Natural History*** 48: 289-481.
- Caprette CL, MSY Lee, R Shine, A Mokany & JF Downhower. 2004. The origin of snakes (Serpentes) as seen through eye anatomy. ***Biological Journal of the Linnean Society*** 81: 469-482.
- Carpenter CC, JB Murphy & LA Mitchell. 1978. Combat bouts with spur use in the Madagascan Boa (*Sanzinia madagascariensis*). ***Herpetologica*** 34: 207-212.
- Cazau LB & MA Uliana. 1972. El Cretácico Superior continental de la Cuenca Neuquina. ***Actas V Congreso Geológico Argentino*** 3: 131-163.
- Coddington JA & N Scharff. 1994. Problems with zero-length branches.



- Cladistics*** 10 (4): 415-423.
- Cohn MJ & C Tickle. 1999. Developmental basis of limblessness and axial patterning in snakes. ***Nature*** 399: 474-479.
- Conrad JL. 2004. Skull, mandible, and hyoid of *Shinisaurus crocodilurus* Ahl (Squamata, Anguimorpha). ***Zoological Journal Linnean Society*** 141: 399-434.
- Conrad JL. 2006. Postcranial Skeleton of *Shinisaurus crocodilurus* (Squamata: Anguimorpha). ***Journal of Morphology*** 267: 759-775.
- Conrad JL. 2008. Phylogeny and systematics of Squamata (Reptilia) based on morphology. ***Bulletin of the American Museum of Natural History*** 310: 1-183.
- Cope ED. 1864. On the characters of the higher groups of Reptilia Squamata, and specially of the Diploglossa. ***Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*** 1864: 224-231.
- Cope ED. 1865. The classification of the Ophidia. ***Transactions of the American Philosophical Society*** 18: 186-219.
- Cope ED. 1869. On the reptilian orders Pythonomorpha and Streptosauria. ***Proceedings of the Boston Society of Natural History*** 12: 250-267.
- Cope ED. 1884. On the lungs of Ophidia. ***Proceedings of the American Philosophical Society*** 33: 217-224.
- Corbella H, FE Novas, S Apesteguía & HA Leanza. 2004. First fission-track age for the dinosaur-bearing Neuquén Group (Upper Cretaceous), Neuquén basin, Argentina. ***Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia*** 6 (2): 227-232.
- Crosby C & E Humphrey. 1939. Studies of the vertebrate telencephalon. I. The nuclear configuration of the olfactory and accessory olfactory formations and of the nucleus olfactorius anterior of certain reptiles, birds, and mammals. ***Journal of Comparative Neurology*** 71: 121-213.
- Cundall D. 1995. Feeding behaviour in *Cylindrophis* and its bearing on the evolution of alethinophidian snakes. ***Journal of Zoology*** 237: 353-376.

- Cundall D & HW Greene. 2000. Feeding in snakes. En: Schwenk K (ed), ***Feeding: Form, Function and Evolution in Tetrapod Vertebrates***, p. 293-333, Academic Press, San Diego.
- Cundall D & DA Rossman. 1993. Cephalic anatomy of the rare Indonesian snake *Anomochilus weberi*. ***Zoological Journal of the Linnean Society*** 109: 235-27.
- Cundall D & J Shardo. 1995. Rhinokinetic snout of Thamnophiine snakes. ***Journal of Morphology*** 225: 31-50.
- Cundall D, W Wallach & DA Rossman. 1993. The systematic relationships of the snake genus *Anomochilus*. ***Zoological Journal of the Linnean Society*** 109: 275-299.
- Dawkins R & JR Krebs. 1979. Arms races between and within species. ***Proceedings of the Royal Society of London Series B*** 205: 489-511.
- De Beer G. 1937. ***The development of the vertebrate skull***. Clarendon Press, Oxford, 552 p.
- De Pinna MCC. 1991. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. ***Cladistics*** 4: 367-394.
- Dingus L, J Clarke, GR Scott, C Swisher, LM Chiappe & RA Coria. 2000. Stratigraphy and magnetostratigraphic/faunal constraints for the age of sauropod embryo-bearing rocks in the Neuquén Group (Late Cretaceous, Neuquén Province, Argentina). ***American Museum Novitates*** 3290: 1-11.
- Dingus L, DB Loope, D Dashzeveg, CC Swisher III, C Minjin, MJ Novacek & MA Norell 2008. The geology of Ukhaa Tolgod (Djadokhta Formation, Upper Cretaceous, Nemegt basin, Mongolia). ***American Museum Novitates*** 3616: 1-40.
- Duellman WE. 1979. The South American herpetofauna : a panoramic view. En: WE Duellman (ed.), ***The South American herpetofauna: its origin, evolution and dispersal***. Monograph 7(2): 1-28. Museum of Natural History (University of Kansas), Kansas.

- Duméril A. 1806. *Analytische Zoologie. Aus der Französischen, mit Zusätzen*. Verlag des Landes-Industries-Comptoirs, Weimar [no visto, citado en Rieppel, 1988].
- Duméril A. 1853. Prodrome de la classification des reptiles ophidiens. *Memoires de l'Academie Scientifique de Paris* 23: 399-535.
- Duméril AMC & G Bibron. 1839. *Erpétologie Générale on Histoire Naturelle Complète des Reptiles*. Vol.5. Roret/Fain et Thunot, Paris, 871 p.
- Eberth DA. 1993. Depositional environment and facies transitions of dinosaur-bearing Upper Cretaceous redbeds at Bayan Mandahu (Inner Mongolia, Peoples Republic of China). *Canadian Journal of Earth Sciences* 30: 2196-2213.
- Edwards JL. 1985. Terrestrial locomotion without appendages. En: M Hildebrand, DM Bramble, KF Liem y DB Wake (eds), *Functional vertebrate morphology*, pp. 159-172, Belknap Press, Cambridge.
- Erickson BR. 1998. A palaeophid snake from the Late Paleocene of South Carolina. *Transactions of the American Philosophical Society* 88 (4): 215-220.
- Estes R, TH Frazzetta & EE Williams. 1970. Studies on the fossil snake *Dinilysia patagonica* Woodward: Part 1. Cranial morphology. *Bulletin Museum of Comparative Zoology* Harvard 140: 25-74.
- Estes R, K de Queiroz & J Gauthier. 1988. Phylogenetic relationships within Squamata. En: R Estes y G Pregill (eds), *Phylogenetic relationships of the lizard families*, 119-281, Stanford University Press, Palo Alto.
- Evans SE & The Deep Scaly Project. 2003. "*Python molurus*" (On-line), Digital Morphology. Acceso Noviembre 2008 en [http://digimorph.org/specimens/Python\\_molurus/](http://digimorph.org/specimens/Python_molurus/).
- Evans SE & Y Wang. 2007. A juvenile lizard specimen with well-preserved skin impressions from the Upper Jurassic/Lower Cretaceous of Daohugou, Inner Mongolia, China. *Naturwissenschaften* 94: 431-439.

- Felsenstein J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution* 39: 783-791.
- Ferrarezzi H, FE Barbo & CE Albuquerque. 2005. Phylogenetic relationships of a new species of *Apostolepis* from brazilian cerrado with notes on the assimilis group (Serpentes: Colubridae: Xenodontinae: Elapomorphini. *Papéis Avulsos de Zoologia* 45 (16): 215-229.
- Forstner MR, SK Davis & E Arévalo. 1995. Support for the hypothesis of anguimorph ancestry for the suborder Serpentes from phylogenetic analysis of mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 4: 93-102.
- Frazzetta TH. 1962. A functional considerations of cranial kinesis in lizards. *Journal of Morphology* 111: 287–320.
- Frazzetta TH. 1966. Studies on the morphology and function of the skull in the Boidae (Serpentes). Part II. Morphology and function of the jaw apparatus in *Python sebae* and *Python molurus*. *Journal of Morphology* 118: 217–296.
- Frazzetta TH. 1970. Studies on the fossil snake *Dinilysia patagonica* Woodward. Part II. Jaw machinery in the earliest snakes. *Forma et Functio* 3: 205-221.
- Frazzetta TH. 1999. Adaptations and significance of the cranial feeding apparatus of the sunbeam snake (*Xenopeltis unicolor*): Part I. Anatomy of the skull. *Journal of Morphology* 239: 27-43.
- Fry BJ. 2005. From genome to "venome": Molecular origin and evolution of the snake venom proteome inferred from phylogenetic analysis of toxin sequences and related body proteins. *Genome Research* 15 (3): 403-420.
- Fry BJ & W Wuster. 2004. Assembling an arsenal: origin and evolution of the snake venom proteome inferred from phylogenetic analysis of toxin sequences. *Molecular Biology and Evolution* 21: 870-883.
- Fry BJ, W Wuster, SFR Ramjan, T Jackson, P Martelli & RM Kini. 2003. Analysis of Colubroidea snake venoms by liquid chromatography with

- mass spectrometry: evolutionary and toxinological implications. ***Rapid Communications in Mass Spectrometry*** 17: 2047-2062.
- Gadow H. 1882. Beitrage zur myologie der hinteren extremitat der reptilien. ***Morphologische Jahrbuch*** 7: 329-466.
- Gans C. 1961. The feeding mechanism of snakes and its possible evolution. ***American Zoologist*** 1: 207-227.
- Gans C. 1962. Terrestrial locomotion without limbs. ***American Zoologist*** 2: 167-182.
- Gans C. 1966. Studies on amphisbaenids (Amphisbaenia, Reptilia). 3. The small species from southern South America commonly identified as *Amphisbaena darwini*. ***Bulletin American Museum of Natural History*** 134: 185-260.
- Gans C. 1969. Amphisbaenians: reptiles specialized for a burrowing existence. ***Endeavour*** 28: 146-151.
- Gans C. 1974. Biomechanics, an approach to vertebrate biology. Ann Arbor: The University of Michigan Press. p 260.
- Gans C. 1975. Tetrapod limblessness: evolution and functional corollaries. ***American Zoologist*** 15: 455-467.
- Gasc J-P. 1967. Introduction a l'étude de la musculature axiale des squamates serpentiformes. ***Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle*** (ser. A) 48: 69-124.
- Gasc JP & S Renous. 1979. La région pelvi-cloacale de *Dibamus* (Squamata, Reptilia). Nouvelle contribution á sa position systématique. ***Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle Paris*** 1: 659-684.
- Gelfo JN, FJ Goin, MO Woodburne & C de Muizon. 2009. Biochronological relationships of the earliest South American Paleogene mammalian faunas. ***Palaeontology*** 52 (1): 251-269.
- Genest-Villard, H. 1966. Développement du crâne d'un boidé: *Sanzinia madagascariensis*. ***Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle*** A 40: 207-262.

- Goloboff PA, JS Farris & K Nixon. 2003. TNT ver. 1.0. Program and documentation available from the authors and at [www.zmuc.dk/public/phylogeny](http://www.zmuc.dk/public/phylogeny).
- Gómez RO & AM Báez. 2006. A new madtsoiid snake (Squamata, Ophidia) from the Upper Cretaceous of Patagonia. XXII Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados: 21.
- Gómez RO, AM Báez & G Rougier. 2008. An anilioid snake from the Upper Cretaceous of northern Patagonia. *Cretaceous Research* 29 (3): 481-488.
- Gorjanovic-Kramberger K. 1901. Einige bemerkungen zu *Opetiosauurus buccichi* Kornhuber. *Verhandlungen der K.K. Geologischen Reichsanstalt* 1901: 271-272.
- Greene HW. 1983. Dietary correlates of the origin and radiation of snakes. *American Zoologist* 23: 431-441.
- Greene HW. 1997. *Snakes: Evolution of mystery in nature*. University of California Press, 366 pp.
- Greene HW & GM Burghardt. 1978. Behavior and phylogeny: constriction in ancient and modern snakes. *Science* 200: 74-77.
- Greene HW & D Cundall. 2000. Limbless tetrapods and snakes with legs. *Science* 287: 1939-1941.
- Greer AE. 1985. The relationships of the lizard genera *Anelytropsis* and *Dibamus*. *Journal of Herpetology* 19: 116-156.
- Greer AE. 1991. Limb reduction in squamates: identification of the lineages and discussion of the trends. *Journal of Herpetology* 25: 166-173.
- Gregory WK & CL Camp. 1918. Studies in comparative myology and osteology. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 38 (15): 447-563.
- Groombridge B. 1979. On the vomer in Acrochordidae (Reptilia: Serpentes), and its cladistic significance. *Journal of Zoology* 189: 559-567.
- Gutberlet RL & MB Harvey. 2002. Phylogenetic relationships of New World

- pitvipers as inferred from anatomical evidence. En: GW Schuett, M Höggren, ME Douglas y HW Greene (eds.), ***Biology of the Vipers***, pp. 51-68, Eagle Mountain Publishing, Salt Lake City.
- Haas G. 1973. Muscles of the jaws and associated structures in the Rynchocephalia and Squamata. In: Gans, C, Parsons TS (eds). ***Biology of the Reptilia***. Londres and New York: Academic Press. Vol. 4 p 285-490.
- Haas G. 1979. On a new snakelike reptile from the Lower Cenomanian of Ein Jabrud, near Jerusalem. ***Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*** Paris Ser 4 (1): 51-64.
- Haas G. 1980. *Pachyrhachis problematicus* Haas, snakelike reptile from the Lower Cenomanian: ventral view of the skull. ***Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*** Paris Ser 4 (2): 87-104.
- Haines RW. 1969. Epiphyses and sesamoids. En: C Gans, A Bellairs y TS Parsons (eds), ***Biology of the Reptilia***, Vol. 1 (Morphology A), pp. 81-122. Academic Press, Londres.
- Hardaway TE & KL Williams. 1976. Costal cartilages in snakes and their phylogenetic significance. ***Herpetologica*** 32 (4): 378-387.
- Head JJ & PD Polly. 2007. Dissociation of somatic growth from segmentation drives gigantism in snakes. ***Biological Letters*** 3: 296-298.
- Head JJ, PA Holroyd, JH Hutchison & RL Ciochon. 2005. First report of snakes (Serpentes) from the late middle Eocene Pondaung Formation, Myanmar. ***Journal of Vertebrate Paleontology*** 25: 246-250.
- Head JJ, JI Bloch, AK Hastings, JR Bourque, EA Cadena, FA Herrera, PD Polly & CA Jaramillo. 2009. Giant boid snake from the Palaeocene neotropics reveals hotter past equatorial temperatures. ***Nature*** 457: 715-718.
- Hecht MK. 1959. Amphibians and reptiles. In: McGrew, PO (ed), The geology and paleontology of the Elk Mountain and Tabernacle Butte area, Wyoming. ***Bulletin of the American Museum of Natural History*** 117: 130-146.

- Hecht MK. 1982. The vertebral morphology of the cretaceous snake *Dinilysia patagonica* Woodward. *Neues Jarbuch der Geologie und Paläontologie* 1982, 523-532.
- Hedges SB. 2008. At the lower size limit in snakes: two new species of threadsnakes (Squamata: Leptotyphlopidae: *Leptotyphlops*) from the Lesser Antilles. *Zootaxa* 1841: 1-30.
- Heise PJ, LR Maxson, HG Dowling & SB Hedges. 1995. Higher-level snake phylogeny inferred from mitochondrial DNA sequences of 12S rRNA and 16S rRNA genes, *Molecular Biology and Evolution* 12: 259–265.
- Hoffstetter R. 1939. Contribution a l'étude des Elapidae actuels et fossiles et de l'ostéologie des ophidiens. *Archives du Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon* 15 : 1-78.
- Hoffstetter R. 1955. Squamates de type moderne. In: *Traité de Paléontologie* (ed. J Piveteau), vol. 5, 606-662 pp. Masson, Paris.
- Hoffstetter R. 1959. Un dentaire de *Madtsoia* (serpent géant du Palécène de Patagonie). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle* (ser. 2) 31 (4): 379-386.
- Hoffstetter R & J-P Gasc. 1968. Vertebrae and ribs of modern reptiles. En: C Gans & T Parsons (eds), *Biology of the Reptilia*, vol. 1, pp. 258- 490, Academic Press, New York.
- Hoffstetter R & Y Gayrard. 1965. Observations sur l'ostéologie et la classification des Acrochordidae (Serpentes). Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle (ser. 2) 36: 677-696.
- Holman J A. 2000. *The fossil snakes of North America*. Indiana University Press, Indianapolis, 367 p.
- Holman JA & GR Case. 1992. A puzzling new snake (Reptilia: Serpentes) from the late Paleocene of Mississippi. *Annals of the Carnegie Museum* 61: 197-205.
- Houssaye A, V Buffrenil, J-C Rage & N Bardet. 2008. An analysis of vertebral 'pachyostosis' in *Carentonosaurus mineau* (Mosasauroidea, Squamata)



- from the Cenomanian (early Late Cretaceous) of France, with comments on its phylogenetic and functional significance. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28 (3): 685-691.
- Hugo CA & HA Leanza. 2001a. Hoja Geológica 3969-IV, General Roca, Provincias del Neuquén y Río Negro. *Instituto de Geología y Recursos Naturales, SEGEMAR, Boletín* 308: 1-71.
- Hugo CA & HA Leanza. 2001b. Hoja Geológica 3966-III, Villa Regina, Provincia de Río Negro. *Instituto de Geología y Recursos Naturales, SEGEMAR, Boletín* 309: 1-53.
- Hunter JP. 1998. Key innovations and the ecology of macroevolution. *Trends in Ecology and Evolution* 13 (1): 31-36.
- Iordansky NN. 1990. Evolution of cranial kinesis in the lower tetrapods. *Netherlands Journal of Zoology* 40: 32-54.
- Irish FJ. 1989. The role of heterochrony in the origin of a novel bauplan: evolution of the ophidian skull. *Géobios Mémoire special* 12: 227-233.
- Isbell LA. 2006. Snakes as agents of evolutionary change in primate brains. *Journal of Human Evolution* 51 (1): 1-35.
- Jackson K. 2003. The evolution of venom-delivery systems in snakes. *Zoological Journal of Linnean Society* 137: 337-354.
- Janensch W. 1906. Über *Archaeophis proavus* Mass., eine Schlange aus dem Eocän des Monte Bolca. *Beiträge zur Paläontologie und Geologie Österreich-Ungarns und des Orients* 19: 1-33.
- Jerez A & OA Tarazona. 2009. Appendicular skeleton in *Bachia bicolor* (Squamata: Gymnophthalmidae): osteology, limb reduction and postnatal skeletal ontogeny. *Acta Zoologica* 90 (1): 42-50.
- Jockusch EL. 1997 Geographic variation and phenotypic plasticity of number of trunk vertebrae in slender salamanders, *Batrachoseps* (Caudata: Plethodontidae). *Evolution* 51: 1960-1982.
- Johnson RG. 1955. The adaptive and phylogenetic significance of vertebral form in snakes. *Evolution* 9 (4): 367-388.

- Johnson RG. 1956. The origin and evolution of the venomous snakes. *Evolution* 10: 56-65.
- Kamal AM. 1971. On the metotic fissure in Squamata. *Bulletin Zoological Society of Egypt* 23: 53-57.
- Kardong KV. 1982. The evolution of the venom apparatus in snakes from colubrids to viperids and elapids. *Memorias Instituto Butantan* 46: 105–118.
- Kearney M. 2002. The appendicular skeleton in Amphisbaenians. *Copeia* 2002 (3): 719-738.
- Kearney M & JM Clark. 2003. Problems due to missing data in phylogenetic analyses including fossils: a critical review. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23(2): 263-274
- Kearney M & O Rieppel. 2006. An investigation into the occurrence of plicidentine in the teeth of squamate reptiles. *Copeia* 2006 (3): 337-350.
- Ketcham RA & WD Carlson. 2001. Acquisition, optimization and interpretation of X-ray computed tomographic imagery: Applications to the geosciences. *Computers and Geosciences* 27: 381-400.
- Kley NJ. 2001. Prey transport mechanisms in blindsnakes and the evolution of unilateral feeding systems in snakes. *American Zoologist* 41: 1321-1337.
- Kley NJ & The Deep Scaly Project. 2004. "*Leptotyphlops dulcis*" (On-line), Digital Morphology. Acceso Noviembre 2008 en [http://digimorph.org/specimens/Leptotyphlops\\_dulcis/](http://digimorph.org/specimens/Leptotyphlops_dulcis/).
- Kluge AG. 1989. A concern for evidence, and a phylogenetic hypothesis of relationships among *Epicrates* (Boidae, Serpentes). *Systematic Zoology* 38: 7-25.
- Kluge AG. 1991. Boine snake phylogeny and research cycles. *Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology, Michigan University* 178: 1-58
- Kluge AG. 1993. *Calabaria* and the phylogeny of erycine snakes. *Zoological*

- Journal of the Linnean Society* 107: 293-351.
- Kochva E. 1978. Oral glands of the Reptilia. En: C Gans y KA Gans (eds.), *Biology of the Reptilia*, Vol. 8, pp. 43-94, Academic Press, Nueva York.
- Kochva E. 1987. The origin of snakes and evolution of the venom apparatus. *Toxicon* 25 (1): 65-106.
- Kornhuber A. 1873. Über einen neuen fossilen Saurier aus Lesina. *Abhandlungen der K.K. geologischen Reichsanstalt* 17: 1-24.
- Kornhuber A. 1901. Eine neue fossile Eidechse aus den unteren Kreideschiefern der insel Lesina in Dalmatien. *Abhandlungen der k.k. geologischen Reichsanstalt* 15: 1-24.
- Kuch U, J Muller, C Mödden & D Mebs. 2006. Snake fangs from the Lower Miocene of Germany: evolutionary stability of perfect weapons. *Naturwissenschaften* 93: 84-87.
- Lande R. 1978. Evolutionary mechanisms of limb loss in tetrapods. *Evolution* 32: 73-92.
- Langebartel DA. 1968. The hyoid and its associated muscles in snakes. *Illinois Biological Monographs* 38: 1-156.
- Larkin MA, G Blackshields, NP Brown, R Chenna, PA McGettigan, H McWilliam, F Valentin, IM Wallace, A Wilm, R Lopez, JD Thompson, TJ Gibson & DG Higgins. 2007. Clustal W and Clustal X version 2.0. *Bioinformatics* 23: 2947-2948.
- Lawson R, JB Slowinski, BI Crother & FT Burbrink. 2005. Phylogeny of Colubroidea (Serpentes): New evidence from mitochondrial and nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 37: 581-601.
- Leanza HA. 1999. The Jurassic and Cretaceous terrestrial beds from southern Neuquén Basin, Argentina. Field Guide. *Instituto superior de Correlación Geológica (INSUGEO), Serie Miscelánea* 4: 1-30.
- Leanza HA & CA Hugo. 2001. Cretaceous red beds from southern Neuquén Basin (Argentina): age, distribution and stratigraphic discontinuities. VII International Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems.

- Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial 7:***  
111-122.
- Leanza HA, S Apesteguía, FE Novas & M de la Fuente. 2004.  
Cretaceous terrestrial beds from the Neuquén Basin (Argentina) and  
their tetrapod assemblages. ***Cretaceous Research*** 25: 61-87.
- Lee MSY. 1998. Convergent evolution and character correlation in burrowing  
reptiles: towards a resolution of squamate phylogeny. ***Biological  
Journal of the Linnean Society*** 65: 369-453.
- Lee MSY. 2000. Soft anatomy, diffuse homoplasy, and the relationships of  
lizards and snakes. ***Zoologica Scripta*** 29: 101-130.
- Lee MSY. 2005a. Squamate phylogeny, taxon sampling, and data congruence.  
***Organisms, Diversity & Evolution*** 5: 25-45.
- Lee MSY. 2005b. Molecular evidence and marine snake origins. ***Biology  
Letters*** 1: 227-230.
- Lee MSY & MW Caldwell. 1998. Anatomy and relationships of *Pachyrhachis  
problematicus*, a primitive snake with limbs. ***Philosophical  
Transactions of the Royal Society of Londres*** B 353, 1521-1552.
- Lee MSY y MW Caldwell. 2000. *Adriosaurus* and the affinities of mosasaurs,  
dolichosaurs and snakes. ***Journal of Paleontology*** 74 (5): 915-937.
- Lee MSY & JD Scanlon. 2002. Snake phylogeny based on osteology, soft  
anatomy and ecology. ***Biological Review*** 77: 333-401.
- Lee MSY, GL Bell & MW Caldwell. 1999. The origin of snake feeding. ***Nature***  
400: 655-657.
- Lee MSY, AF Hugall, R Lawson & JD Scanlon. 2007. Phylogeny of snakes  
(Serpentes): combining morphological and molecular data in likelihood,  
Bayesian and parsimony analyses. ***Systematics and Biodiversity*** 5:  
371-389.
- Lindell, L. E. 1996 Vertebral number in adders, *Vipera berus*: direct and  
indirect effects on growth. ***Biological Journal of Linnean Society*** 59:  
69-85.

- Lindsey CC. 1975 Pleomerism, the widespread tendency among related fish species for vertebral number to be correlated with maximum body length. ***Journal of Fisheries Research Board***: 32: 2453-2469.
- List JC. 1966. Comparative osteology of the snake families Typhlopidae and Leptotyphlopidae. ***Illinois Biological Monographs*** 36: 1-112.
- Lyman RL. 1994. ***Vertebrate taphonomy***. Cambridge University Press, Cambridge, 524 p.
- Mahler DL & M Kearney. 2006. The palatal dentition in squamate reptiles: morphology, development, attachment, and replacement. ***Fieldiana (Zoology)*** 108: 1-61.
- Mahendra BC. 1938. Some remarks about the phylogeny of snakes. ***Anatomischer Anzeiger*** 86: 347-356.
- Maisano JA. 2001. A survey of the state of ossification in neonatal squamates. ***Herpetological Monographs*** 15: 135-157.
- Maisano JA. 2002a. Postnatal skeletal ontogeny in *Callisaurus draconoides* and *Uta stansburiana* (Iguania: Phrynosomatidae). ***Journal of Morphology*** 251: 114-139.
- Maisano JA. 2002b. Postnatal skeletal ontogeny in five xantusiids (Squamata: Scleroglossa) ***Journal of Morphology*** 254: 1-38.
- Maisano JA. 2002c. The potential utility of postnatal skeletal developmental patterns in squamate phylogenetics. ***Zoological Journal of the Linnean Society*** 136: 277-313.
- Maisano JA. 2001. "*Lanthanotus borneensis*" (On-line), Digital Morphology. Acceso Agosto 2008 en [http://digimorph.org/specimens/Lanthanotus\\_borneensis/](http://digimorph.org/specimens/Lanthanotus_borneensis/)
- Maisano JA & Rieppel O. 2007. The skull of the Round Island boa, *Casarea dussumieri* Schlegel, based on High-Resolution X-Ray computed tomography. ***Journal of Morphology*** 268: 371-384.
- Maisano JA & O Rieppel. 2007. "*Casarea dussumieri*" (On-line), Digital Morphology. Acceso Noviembre 2008 en <http://digimorph.org/specimens/>

Casarea\_dussumieri.

- Maisano JA, M Kearney & T Rowe. 2006. Cranial anatomy of the spade-headed amphisbaenian *Diplometopon zarudnyi* (Squamata, Amphisbaenia) based on High-resolution X-ray computed tomography. ***Journal of Morphology*** 267: 70-102.
- Makovicky PJ, S Apesteguía & FL Agnolín. 2005. The earliest dromaeosaurid theropod from South America. ***Nature*** 437: 1007-1011.
- Marshall L, C Muizon & D Sigogneau-Russell. 1995. Part I. The locality of Tiupampa: age, taphonomy and mammalian fauna. En: C Muizon (ed.) *Pucadelphys andinus* (Marsupialia, Mammalia) from the Early Paleocene of Bolivia. ***Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle*** 165: 11-20.
- Marshall LG, T Sempere & RF Butler. 1997. Chronostratigraphy of the Mammal-Bearing Paleocene of South America. ***Journal of South American Earth Sciences*** 10 (1): 49-70.
- Marx H & GB Rabb. 1972. Phyletic analysis of fifty characters of advanced snakes. ***Fieldiana: Zoology*** 63 : 1-321.
- McCarthy CJ. 1985. Monophyly of elapid snakes (Serpentes : Elapidae). An assessment of the evidence. ***Zoological Journal of the Linnean Society*** 83: 79-93.
- McDowell SB. 1967b. Osteology of the Typhlopidae and Leptotyphlopidae: a critical review. ***Copeia*** 1967 (1): 686-692.
- McDowell SB. 1972. The evolution of the tongue of snakes, and its bearing on snake origins. En: T Dobzhansky, MK Hecht & WC Steere (eds.), ***Evolutionary Biology***, Vol. 6, pp. 191-273, Appleton-Century-Crofts, Nueva York.
- McDowell SB. 1974. A catalogue of the snakes of New Guinea and the Solomons, with special reference to those in the Bernice P. Bishop Museum. Part I. Scolecophidia. ***Journal of Herpetology*** 8: 1-57.
- McDowell SB. 1975. A catalogue of the snakes of New Guinea and the

- Solomons, with special reference to those in the Bernice P. Bishop Museum. Part II. Anilioidea and Pythoninae. *Journal of Herpetology* 9: 1-80.
- McDowell SB. 1979. A catalogue of the snakes of New Guinea and the Solomons, with special reference to those in the Bernice P. Bishop Museum. Part III. Boinae and Acrochordoidea (Reptilia, Serpentes). *Journal of Herpetology* 13: 1-92.
- McDowell SB. 1986. The architecture of the corner of the mouth of colubroid snakes. *Journal of Herpetology* 20: 353-407.
- McDowell SB. 1987. Systematics. En: RA Seigel, JTC Collins & SS Novak (eds.), *Snakes: Ecology and Evolutionary Biology*, pp. 1-50, Mc Millan, Nueva York.
- McDowell SB & CM Bogert. 1954. The systematic position of *Lanthanotus* and the affinities of the anguinomorphans lizards. *Bulletin American Museum of Natural History* 105 (1): 1-142.
- Merrem B. 1820. *Versuch eines Systems der Amphibia*. Johann Christian Krieger, Marburg.
- Metzger K. 2002. Cranial kinesis in lepidosaurs: Skulls in motion. En: P Aerts, K D'Août, A Herrel & R Van Damme (eds.), *Topics in Functional and Ecological Vertebrate Morphology*, pp. 15-46, Shaker Publishing.
- Mlynarski M & Z Madej. 1961. The rudimentary limbs in Aniliidae (Serpentes). *British Journal of Herpetology* 3: 1-6.
- Montero R & C Gans. 1999. The head skeleton of *Amphisbaena alba* Linnaeus. *Annals of Carnegie Museum* 68: 15-80.
- Montero R & C Gans. 2008. An atlas of amphisbaenian skull anatomy. En C Gans, AS Gaunt & K Adler (eds.), *Biology of the Reptilia, Volume 21, Morphology I (The Skull and Appendicular Locomotor Apparatus of Lepidosauria)*, pp. 621-738, Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Ithaca, New York.
- Montero RC, C Gans & ML Lions. 1999. Embryonic development of the

- skeleton of *Amphisbaena darwini heterozonata* (Squamata: Amphisbaenidae). ***Journal of Morphology*** 239: 1-25.
- Moon BR. 1999. Testing an inference of function from structure: snake vertebrae do the twist. ***Journal of Morphology*** 241: 217-225.
- Mountney NP. 2006. Eolian Facies Models. En: H Posamentier & RG Walker (eds.), ***Facies Models Revisited***. Memoir SEPM 84: 19-83.
- Mountney NP & DB Thompson. 2002. Stratigraphic evolution and preservation of aeolian dune and damp/wet interdune strata: an example from the Triassic Helsby Sandstone Formation, Cheshire Basin, UK. ***Sedimentology*** 49(4): 805-833.
- Muizon C. 1991. La fauna de mamíferos de Tiupampa (Paleoceno Inferior, Formación Santa Lucía), Bolivia. In Fósiles y facies de Bolivia. Vol 1. Vertebrados (R. Suarez Soruco ed.). ***Revista Técnica de Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos*** 12 (3-4): 575-624.
- Muizon C. 1998. *Mayulestes ferox*, a borhyaenoid (Metatheria, Mammalia) from the early Paleocene of Bolivia. Phylogenetic and palaeobiologic implications. *Geodiversitas* 20:19–142.
- Muizon C. & IM Brito. 1993. Le Bassin calcaire de Sao José de Itaboraí (Rio de Janeiro, Brésil): ses relations fauniques avec le site de Tiupampa (Cochabamba, Bolivie). ***Annales de Paleontologie*** 79: 233-269.
- Muizon C, M Gayet, A Lavenue, LG Marshall, B Sigé & C Villarroel. 1983. Late Cretaceous vertebrates, including mammals, from Tiupampa, southcentral Bolivia. ***Geobios*** 16: 747-753.
- Müller J. 1831. Beitrage zur anatomie und naturgeschichte der amphibien. ***Zeitschrift fur Physiologie*** 4: 190-275.
- Noonan BP & PT Chippindale. 2006. Dispersal and vicariance: the complex biogeographic history of boid snakes. ***Molecular Phylogenetics and Evolution*** 40 (2): 347-58
- Nopcsa F. 1903. Über die *Varanus*-Artigen Lacerten Istriens. ***Beitrage zur Palaeontologie und Geologie Osterreich-Ungarns*** 15: 31-42.



- Nopcsa F. 1908. Zur Kenntnis der fossilen Eidechsen. *Beitrage zur Palaeontologie und Geologie Osterreich-Ungarns* 21: 33-62.
- Nopcsa F. 1923. *Eidolosaurus* und *Pachyophis*. Zwei neue Neocom-Reptilien. *Palaeontographica* 65: 99-154.
- Oelrich TM. 1956. The anatomy of the head of *Ctenosaura pectinata* (Iguanidae). *Miscellaneous Publications Museum of Zoology University of Michigan* 94: 1-122.
- Osborne ST. 1984. *Corallus canina* (Emerald Tree Boa). Behavior. *Herpetological Review* 15: 50.
- Parker WK. 1878. On the structure and development of the skull in the common snake (*Tropidonotus natrix*). *Philosophical Transactions of the Royal Society of Londres* 169: 385-417.
- Parmley D & JA Holman. 2007. Earliest fossil record of a pigmy Rattlesnake (Viperidae: *Sistrurus* Garman). *Journal of Herpetology* 41 (1): 141-144.
- Patterson C. 1982. Morphological characters and homology. En: KA Jorsey y AE Friday (eds.), *Problems of phylogenetic reconstruction*, pp. 21-74, Academic Press, Londres.
- Persky B, HM Smith & KL Williams. 1976. Additional observations on ophidian costal cartilages. *Herpetologica* 32 (4): 399-401.
- Platel R. 1976. Comparative volumetric analysis of the main subdivisions of the brain in saurian reptiles. *Journal für Hirnforschung* 17 (6): 513-537.
- Platel R. 1980. Comparative volumetric analysis of the principal subdivisions of the telencephalon in saurian reptiles. *Journal für Hirnforschung* 21 (3): 271-291.
- Platnick NI, CE Griswold & JA Coddington. 1991. On missing entries in cladistic analysis. *Cladistics*, 7: 337-343.
- Pol D & S Apesteguía. 2005. New *Araripesuchus* remains from the Early Late Cretaceous (Cenomanian-Turonian) of Patagonia. *American Museum Novitates* 3490: 1-38.

- Polcyn M, LL Jacobs & A Haber. 2005. "*Pachyrhachis problematicus*" (On-line), Digital Morphology. Acceso Julio 2007 en [http://digimorph.org/specimens/Pachyrhachis\\_problematicus/](http://digimorph.org/specimens/Pachyrhachis_problematicus/).
- Rage J-C. 1974. Les serpents des Phosphorites du Quercy. ***Palaeovertebrata*** 6 (3-4): 274-303.
- Rage J-C. 1975. Un serpent du Paléocène du Niger. Etude préliminaire sur l'origine des Caenophidians (Reptilia, Serpentes). ***Comptes Rendus des Séances de l'Académie des Sciences*** 281: 515-518.
- Rage J-C. 1977. La position phylétique de *Dinilysia patagonica*, serpent du Crétacé supérieur. ***Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*** 284: 1765-1768.
- Rage J-C. 1981. Les continents péri-atlantiques au Crétacé supérieur: Migrations des faunes continentales et problèmes paléogéographiques. ***Cretaceous Research*** 2: 65-84.
- Rage J-C. 1982. La phylogénie des Lépidosauriens (Reptilia): une approche cladistique. ***Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*** 294: 563-566.
- Rage J-C. 1984. Serpentes. En: Wellnhofer P (ed), ***Handbuch der Paläoherpetologie*** 11. Stuttgart: Gustav Fischer. p 80.
- Rage J-C. 1987. Fossil history. En: RA Seigel, JT Collins & SS Novak (eds.), ***Snakes. Ecology and Evolutionary Biology***, pp. 51-76, Macmillan, Nueva York.
- Rage JC. 1988a. Le gisement du Bretou (Phosphorites du Quercy, Tarn-et-Garonne, France) et sa faune de Vertébrés de l'Eocène supérieur. I. Amphibiens et Reptiles. ***Palaeontographica (A)*** 205: 3-27.
- Rage J-C. 1988b. The oldest known colubrid snakes. The state of the art. ***Acta Zoologica Cracoviensia*** 31: 457-474.
- Rage J-C. 1991. Squamates reptiles from the Early Paleocene of the Tiupampa

- area (Santa Lucía Formation), Bolivia. In Fósiles y facies de Bolivia. Vol 1. Vertebrados (R. Suarez Soruco ed.). **Revista Técnica de Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos** 12 (3-4): 503-508.
- Rage J-C. 1998. Fossil snakes from the Palaeocene of São José de Itaboraí, Brazil. Part I. Madtsoiidae, Aniliidae. **Palaeovertebrata** 27 (3-4): 109-144.
- Rage J-C. 2001. Fossil snakes from the Palaeocene of São José de Itaboraí, Brazil. Part II. Boidae. **Palaeovertebrata** 30 (3-4): 111-150.
- Rage J-C & AM Albino. 1989. *Dinilysia patagonica* (Reptilia, Serpentes): matériel vertébral additionnel du Crétacé supérieur d'Argentine. Etude complémentaire des vertébrés, variations intraspécifiques et racolumnaires. **Neues Jahrbuch der Geologie und Paläontologie** 1989: 433-447
- Rage J-C & F Escuillié. 2000. Un nouveau serpent bipède du Cénomanién (Crétacé). Implications phylétiques. **Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris** 330: 513-520.
- Rage J-C & F Escuillié. 2003. The Cenomanian: stage of hindlimbed snakes. **Carnets de Géologie / Notebooks on Geology** 2003 (1): 1-11.
- Rage J-C & C Werner. 1999. Mid-Cretaceous (Cenomanian) snakes from Wadi Abu Hashim, Sudan: the earliest snake assemblage. **Palaeontologia Africana** 35: 85-110.
- Rage J-C, E Buffetaut, H Buffetaut-Tong, Y Chaimanee, S Ducrocq, J-J Jaeger & V Suteethorn. 1992. A colubrid snake in the late Eocene of Thailand: the oldest known Colubridae (Reptilia, Serpentes). **Comptes Rendus de l'Académie des Sciences** 2 (314): 1085–1089.
- Rage J-C, S Bajpai, JGM Thewissen, & BN Tiwari. 2003. Early Eocene snakes from Kutch, Western India, with a review of the Palaeophiidae. **Geodiversitas** 25: 695-716.
- Rage J-C, A Folie, RS Rana, H Singh, KD Rose, & T Smith. 2008. A diverse snake fauna from the early Eocene of Vastan Lignite Mine, Gujarat,

- India. *Acta Palaeontologica Polonica* 53 (3): 391-403.
- Rana RS, K Kumar, H Singh & KD Rose. 2005. Lower vertebrates from the Late Palaeocene–Earliest Eocene Akli Formation, Giral lignite mine, Barmer district, western India. *Current Science* 89 (9): 1606-1613.
- Renous S, A Raynaud, JP Gasc & C Pieau. 1976. Caractères rudimentaires anatomiques et embryologiques de la ceinture pelvienne et des appendices postérieurs du python reticule (*Python reticulatus*). *Bulletin Muséum National d ' Histoire Naturelle* 379: 547-583.
- Rieppel O. 1977. The naso-frontal joint in *Anilius scytale* (Linnaeus) and *Cylindrophis ruffus* (Schiegel): Serpentes, Aniliidae. *Journal of Natural History* 11: 545-553.
- Rieppel O. 1978. The evolution of the naso-frontal joint in snakes and its bearing on snake origins. *Zeitschrift fur Zoologische Systematik und Evolutionsforschung* 16: 14–27.
- Rieppel O. 1979a. The braincase of *Typhlops* and *Leptotyphlops* (Reptilia: Serpentes). *Zoological Journal of the Linnean Society* 65: 161-176.
- Rieppel O. 1979b. The evolution of the basicranium in the Henophidia (Reptilia: Serpentes). *Zoological Journal of the Linnean Society* 66: 411-431.
- Rieppel O. 1979c. A cladistic classification of primitive snakes based on skull structure. *Zeitschrift fur Zoologische Systematik und Evolutionsforschung* 17: 140-150.
- Rieppel O. 1980a. The sound-transmitting apparatus in primitive snakes and its phylogenetic significance. *Zoomorphology* 96: 45-62.
- Rieppel O. 1980c. The postcranial skeleton of *Lanthanotus borneensis* (Reptilia, Lacertilia). *Amphibia-Reptilia* 1: 95-112.
- Rieppel O. 1981. The skull and the jaw adductor musculature in some burrowing scincomorph lizards of the genera *Acontias*, *Typhlosaurus* and *Feylinia*. *Journal of Zoology* 195: 493-528.
- Rieppel O. 1984a. Miniaturization of lizard skull: its functional and

- evolutionary implications. *Symposiums of the Zoological Society of London* 52: 503-520.
- Rieppel O. 1984b. The cranial morphology of the fossorial lizard genus *Dibamus* with a consideration of its phylogenetic relationships. *Journal of Zoology* 204: 289-327.
- Rieppel O. 1985. The recessus scalae tympani and its bearing on the classification of reptiles. *Journal of Herpetology* 19 (3): 373-384.
- Rieppel O. 1988a. *Fundamentals of Comparative Biology*. Birkhäuser Verlag, 202 pp.
- Rieppel, O. 1988b. A review of the origin of snakes. *Evolutionary Biology* 22: 37-130.
- Rieppel O. 1992a. Studies on skeleton formation in reptiles. I. The postembryonic development on the skeleton in *Cyrtodactylus pubisulcus* (Reptilia: Gekkonidae). *Journal of Zoology* 227: 87-100.
- Rieppel O. 1992b. The skull in a hatchling of *Sphenodon punctatus*. *Journal of Herpetology* 26 (1): 80-84.
- Rieppel O. 1992c. The skeleton of a juvenile *Lanthanotus* (Varanidae). *Amphibia-Reptilia* 13: 27-34.
- Rieppel O. 1992d. Studies on skeleton formation in reptiles. III. Patterns of ossification in the skeleton of *Lacerta vivipara* Jacquin (Reptilia, Squamata *Fieldiana Zoology* 68 (1): 1-25.
- Rieppel O. 1993. Patterns of diversity in the reptilian skull. In: Hanken J, Hall BK, editors. *The Skull* Vol 2. Chicago and Londres: University of Chicago Press. p 344-390.
- Rieppel O. 1996. Miniaturization in tetrapods: consequences for skull morphology. *Symposiums of the Zoological Society of London* 69: 47-61.
- Rieppel O. 2007. The naso-frontal joint in snakes as revealed by high-resolution X-ray computed tomography of intact and complete skulls. *Zoologischer Anzeiger* 246: 177-191.

- Rieppel O & JJ Head. 2004. New specimens of the fossil snake genus *Eupodophis* Rage & Escuillié, from Cenomanian (Late Cretaceous) of Lebanon. **Memorie della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano** 32 (2): 1-26.
- Rieppel O & M Kearney. 2001. The origin of snakes: limits of a scientific debate. **Biologist** 48: 100-114.
- Rieppel O & M Kearney. 2002. Similarity. **Biological Journal of the Linnean Society** 76: 59-82.
- Rieppel O & JA Maisano. 2007. The skull of the rare Malaysian snake *Anomochilus leonardi* Smith, based on high-resolution X-ray computed tomography. **Zoological Journal of the Linnean Society** 149: 671–685.
- Rieppel O & J Maisano. 2007. "*Anomochilus leonardi*" (On-line), Digital Morphology. Acceso Noviembre 2008 en [http://digimorph.org/specimens/Anomochilus\\_leonardi](http://digimorph.org/specimens/Anomochilus_leonardi).
- Rieppel O & H Zaher. 2000. The intramandibular joint in squamates, and the phylogenetic relationships of the fossil snake *Pachyrhachis problematicus* Haas. **Fieldiana (Geology)** 43: 1-69.
- Rieppel O & H Zaher. 2001a. The development of the skull in *Acrochordus granulatus* (Schneider) (Reptilia: Serpentes), with special consideration of the otico-occipital complex. **Journal of Morphology** 249: 252-266.
- Rieppel O & H Zaher. 2001b. Re-building the bridge between mosasaurs and snakes. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen** 221: 111-132.
- Rieppel O & H Zaher. 2002. The skull of the Uropeltinae (Reptilia, Serpentes), with special reference to the otico-occipital region. **Bulletin Natural History Museum of Londres (Zoology)** 68 (2): 123-130.
- Rieppel O, NJ Kley & JA Maisano. 2009. Morphology of the skull of the white-nosed blindsnake, *Liotyphlops albirostris* (Scolophoridae: Anomalepididae). **Journal of Morphology** 270: 536-557.

- Rieppel O, AG Kluge & H Zaher. 2002. Testing the phylogenetic relationships of the Pleistocene snake *Wonambi naracoortensis* Smith. ***Journal of Vertebrate Paleontology*** 22: 812--829.
- Rieppel O, H Zaher, E Tchernov & MJ Polcyn. 2003. The anatomy and relationships of *Haasiophis terrasanctus*, a fossil snake with well developed hind limbs from the mid-Cretaceous of the Middle East. ***Journal of Paleontology*** 77 (3): 536-558.
- Rieppel O, J Gauthier & JA Maisano. 2008. Comparative morphology of the dermal palate in squamate reptiles, with comments on phylogenetic implications. ***Zoological Journal of the Linnean Society*** 152: 131-152.
- Romer AS. 1956. ***Osteology of the Reptiles***. University of Chicago Press, Chicago, 772 p.
- Roth S. 1899. Apuntes sobre la geología y paleontología de los territorios del Río Negro y Neuquén. ***Revista Museo de La Plata*** 9: 142-197+7 láminas.
- Ruben JA. 1977a. Some correlates of cranial and cervical morphology with predatory modes in snakes. ***Journal of Morphology*** 152: 89-100.
- Ruben JA. 1977b. Morphological correlates of predatory modes in the coach whip (*Masticophis flagellum*) and rosy boa (*Lichanura roseofusca*). ***Herpetologica*** 33: 1-6.
- Savitzky AH. 1980. The role of venom-delivery strategies in snake evolution. ***Evolution*** 34: 1194-1204
- Savitsky AH. 1983. Coadapted characters complexes among snakes: Fossoriality, piscivory and durophagy. ***American Zoologist*** 23: 397-409.
- Scanferla CA. En Prensa. Técnicas para la preparación de esqueletos secos de lepidosaurios. ***Revista del Museo de La Plata (Serie técnica y didáctica)***
- Scanferla CA & JI Canale. 2007. The youngest record of the Cretaceous snake

- genus *Dinilysia* (Squamata, Serpentes). ***South American Journal of Herpetology*** 2 (1): 76-81.
- Scanlon JD. 1997. *Nanowana* gen. nov., small madtsoiid snakes from the Miocene of Riversleigh: sympatric species with divergently specialised dentition. ***Memoirs of the Queensland Museum*** 41: 393-412.
- Scanlon JD. 2003. The basicranial morphology of madtsoiid snakes (Squamata, Ophidia) and the earliest Alethinophidia (Serpentes). ***Journal of Vertebrate Paleontology*** 23: 971-976.
- Scanlon, JD. 2005. Cranial morphology of the Plio-Pleistocene giant madtsoiid snake *Wonambi naracoortensis*. ***Acta Palaeontologica Polonica*** 50: 139-180.
- Scanlon JD. 2006. Skull of the large non-macrostromatan snake *Yurlunggur* from the Australian Oligo-Miocene. ***Nature*** 439: 839-842.
- Scanlon JD & MSY Lee. 2000. The Pleistocene serpent *Wonambi* and the early evolution of snakes. ***Nature*** 403: 416-420.
- Scanlon JD & MSY Lee. 2004. Phylogeny of Australasian venomous snakes (Colubroidea, Elapidae, Hydrophiinae) based on phenotypic and molecular evidence. ***Zoologica Scripta*** 33 (4): 35-366
- Scanlon JD, MSY Lee & M Archer. 2003. Mid-tertiary elapid snakes (Squamata, Colubroidea) from Riversleigh, northern Australia: early steps in a continent-wide adaptive radiation. ***Geobios*** 36: 573-601.
- Schaal S & S Baszio. 2004. *Messelophis ermannorum* n. sp., eine neue Zwergboa (Serpentes: Boidae: Tropidopheinae) aus dem Mittel-Eozän von Messel. ***Courier Forschungsinstitut Senckenberg*** 252: 67-77.
- Schwenk K. 1988. Comparative morphology of the lepidosaur tongue and its relevance to squamate phylogeny. En: R Estes y G Pregill (eds.), ***Phylogenetic relationships of the lizard families***, 569-598, Stanford University Press, Palo Alto.
- Schwenk K. 2000. Feeding in lepidosaurs. En: K Schwenk (ed.), ***Feeding:***



- Form, Function and Evolution in Tetrapod Vertebrates***, pp. 175-291, Academic Press, San Diego.
- Sempere T, RF Buttler, DR Richards, LG Marshall, W Sharp & CC Swicher. 1997. Stratigraphy and chronology of Upper Cretaceous-Lower Paleogene strata in Bolivia and north-western Argentina. ***Bulletin of Geological Society of America*** 109: 709-727.
- Senn DG & RG Northcutt. 1973. The forebrain and midbrain of some squamates and their bearing on the origin of snakes. ***Journal of Morphology*** 140: 135-152.
- Shine R & T Schwaner. 1985. Prey constriction by venomous snakes: a review, and new data on Australian species. ***Copeia*** 4: 1067-1071.
- Slowinsky JB & RDM Page. 1999. How should species phylogenies be inferred from sequence data?. ***Systematic Biology*** 48: 814-825.
- Slowinski JB & R Lawson. 2002. Snake phylogeny: evidence from nuclear and mitochondrial genes. ***Molecular Phylogenetics and Evolution*** 24: 194-202.
- Slowinski JB & R Lawson. 2005. Elapid relationships. En: MA Donnelly, BI Crother, C Guyer, MH Wake y ME White (eds.), ***Ecology and Evolution in the Tropics***, pp. 174-189, University of Chicago Press, Chicago.
- Smith AB. 1994. ***Systematics and the fossil record***. Blackwell, 223 p.
- Smith MJ. 1976. Small fossil vertebrates from Victoria Cave, Naracoorte, South Australia. IV. Reptiles. ***Transactions of the Royal Society of South Australia*** 100: 39-51.
- Smith Woodward A. 1901. On some extinct reptiles from Patagonia, on the genera *Myolania*, *Dinilysia*, and *Genyodectes*. ***Proceedings Zoological Society of Londres*** 1: 169-184.
- Szyndlar Z. 1991. Ancestry of the grass snake (*Natrix natrix*): Paleontological evidence. ***Journal of Herpetology*** 25 (4): 412-418.
- Szyndlar Z & W Böhme. 1996. Redescription of *Tropidonotus atavus* von

- Meyer, 1855 from the Upper Oligocene of Rott (Germany) and its allocation to *Rottophis* gen. nov. (Serpentes, Boidae). ***Palaeontographica***, Abteilung A, 240 (4-6): 145-161.
- Szyndlar Z & J-C Rage. 2002. Fossil record of the true vipers. En: GW Schuett, M Hoguegreen, ME Douglas y HW Greene (eds.), ***Biology of the vipers***, pp. 419-444, Eagle Mountain Publishing, Eagle Mountain.
- Szyndlar Z & J-C Rage. 2003. ***Non-erycine Booidea from the Oligocene and Miocene of Europe***. Institute of Systematics and Evolution of Animals, Polish Academy of Sciences, Kraków, 109 pp.
- Szyndlar Z, R Smith & J-C Rage. 2008. A new dwarf boa (Serpentes, Booidea, 'Tropidophiidae') from the Early Oligocene of Belgium: a case of the isolation of Western European snake faunas. ***Zoological Journal of the Linnean Society*** 152 (2): 393-406.
- Taub AM. 1966. Ophidian cephalic glands. ***Journal of Morphology*** 118: 529-542.
- Taub AM. 1967. Comparative histological studies of Duvernoy's gland of colubrid snakes. ***Bulletin of the American Museum of Natural History*** 138: 1-50.
- Tchernov E, O Rieppel, H Zaher, MJ Polcyn & IJ Jacobs. 2000. A new fossil snake with limbs. ***Science*** 287:2010–2012.
- The Deep Scaly Project. 2006. "*Boa constrictor*" (On-line), Digital Morphology. Acceso Noviembre 2008 en [http://digimorph.org/specimens/Boa\\_constrictor](http://digimorph.org/specimens/Boa_constrictor).
- The Deep Scaly Project. 2006. "*Amphisbaena alba*" (On-line), Digital Morphology. Acceso Noviembre 2008 en [http://digimorph.org/specimens/Amphisbaena\\_alba](http://digimorph.org/specimens/Amphisbaena_alba).
- The Deep Scaly Project. 2006. "*Micrurus fulvius*" (On-line), Digital Morphology. Acceso Noviembre 2008 en [http://digimorph.org/specimens/Micrurus\\_fulvius](http://digimorph.org/specimens/Micrurus_fulvius).
- The Deep Scaly Project. 2006. "*Lampropeltis getula*" (On-line), Digital

- Morphology. Acceso Noviembre 2008 en [http://digimorph.org/specimens/Lampropeltis\\_getula/adult](http://digimorph.org/specimens/Lampropeltis_getula/adult).
- The Deep Scaly Project. 2007. "*Agkistrodon contortrix*" (On-line), Digital Morphology. Acceso Noviembre 2008 en [http://digimorph.org/specimens/Agkistrodon\\_contortrix](http://digimorph.org/specimens/Agkistrodon_contortrix).
- The Deep Scaly Project , 2007, "*Diadophis punctatus*" (On-line), Digital Morphology. Acceso Noviembre 2008 en [http://digimorph.org/specimens/Diadophis\\_punctatus](http://digimorph.org/specimens/Diadophis_punctatus).
- The Deep Scaly Project. 2007. "*Natrix natrix*" (On-line), Digital Morphology. Acceso Noviembre 2008 en [http://digimorph.org/specimens/Natrix\\_natrix](http://digimorph.org/specimens/Natrix_natrix).
- The Deep Scaly Project. 2007. "*Xenopeltis unicolor*" (On-line), Digital Morphology. Acceso Noviembre 2008 en [http://digimorph.org/specimens/Xenopeltis\\_unicolor](http://digimorph.org/specimens/Xenopeltis_unicolor).
- The Deep Scaly Project. 2008. "*Eryx colubrinus*" (On-line), Digital Morphology. Acceso Noviembre 2008 en [http://digimorph.org/specimens/Eryx\\_colubrinus](http://digimorph.org/specimens/Eryx_colubrinus).
- The Deep Scaly Project. 2008. "*Tropidophis haetianus*" (On-line), Digital Morphology. Acceso Noviembre 2008 en [http://digimorph.org/specimens/Tropidophis\\_haetianus](http://digimorph.org/specimens/Tropidophis_haetianus).
- The Deep Scaly Project. 2008. "*Typhlops jamaicensis*" (On-line), Digital Morphology. Acceso Noviembre 2008 en [http://digimorph.org/specimens/Typhlops\\_jamaicensis](http://digimorph.org/specimens/Typhlops_jamaicensis).
- The Deep Scaly Project. 2008. "*Lichanura trivirgata*" (On-line), Digital Morphology. Acceso Noviembre 2008 en [http://digimorph.org/specimens/Lichanura\\_trivirgata](http://digimorph.org/specimens/Lichanura_trivirgata).
- The Deep Scaly Project. 2009. "*Liotyphlops albirostris*" (On-line), Digital Morphology. Acceso April 2009 en [http://digimorph.org/specimens/Liotyphlops\\_albirostris](http://digimorph.org/specimens/Liotyphlops_albirostris).
- Torres-Carvajal O. 2003. Cranial osteology of the Andean lizard *Stenocercus*

- guentheri* (Squamata: Tropiduridae) and Its postembryonic development. ***Journal of Morphology*** 255: 94-113.
- Townsend TM, A Larson, E Louis & JR Macey. 2004. Molecular phylogenetics of Squamata: the position of snakes, amphisbaenians, and dibamids, and the root of the squamate tree. ***Systematic Biology*** 53 (5): 735-757.
- Tsuihiji T, M Kearney & O Rieppel. 2006. First report of a pectoral girdle muscle in snakes, with comments on the snake cervico-dorsal boundary. ***Copeia*** 2006 (2): 206-215.
- Uetz P. 2008. Acceso <http://www.reptiledatabase.org/dbinfo/SpeciesStat.html>
- Underwood G. 1967a. A contribution to the classification of snakes. ***British Museum (Natural History)*** 653: 1-179.
- Underwood G. 1967b. A comprehensive approach to the classification of higher snakes. ***Herpetologica*** 23 (2): 161-168.
- Underwood G. 1976. A systematic analysis of boid snakes. En: A d'A Bellairs & CB Cox (eds.), ***Morphology and Biology of Reptiles***. Linnean Society Symposium Series 3: 151-175, Academic Press, Londres.
- Vaeth RH, DA Rossman & W Shoop. 1985. Observations of tooth surface morphology in snakes. ***Journal of Herpetology*** 19 (1): 20-26.
- Vidal N. 2002. Colubroid systematics: evidence for an early appearance of the venom apparatus followed by extensive evolutionary tinkering. ***Journal of Toxicology Toxin Reviews*** 21: 21-44.
- Vidal N & P David. 2004. New insights into the early history of snakes inferred from two nuclear genes. ***Molecular Phylogenetics and Evolution*** 31: 783–787.
- Vidal N & SB Hedges. 2002a. Higher-level relationships of caenophidian snakes inferred from four nuclear and mitochondrial genes. ***Comptes Rendus Biologies*** 325: 987–995.
- Vidal N & SB Hedges. 2002b. Higher-level relationships of snakes inferred from four nuclear and mitochondrial genes. ***Comptes Rendus Biologies*** 325: 977–985.

- Vidal N & SB Hedges. 2004. Molecular evidence for a terrestrial origin of snakes. *Proceedings Royal Society of Londres* B (Suppl.) 271: 226-229.
- Vidal N, AS Delmas & SB Hedges. 2007. The higher-level relationships of alethinophidian snakes inferred from seven nuclear and mitochondrial genes. En: RW Henderson y R Powell (eds.), *Biology of boas and pythons*, pp. 27-33, Eagle Mountain Publishing, Utah.
- Vidal N, AS Delmas, P David, C Cruaud, A Couloux & SB Hedges. 2007. The phylogeny and classification of caenophidian snakes inferred from seven nuclear protein-coding genes. *Comptes Rendus Biologies* 330: 182-187.
- Vidal N, J-C Rage, A Couloux & SB Hedges. 2009. Snakes (Serpentes). En: SB Hedges y S Kumar (eds.), *The Timetree of Life*, pp. 390-397, Oxford University Press, Oxford.
- Vonk FJ, JF Admiraal, K Jackson, R Reshef, MAG de Bakker, K Vanderschoot, I van den Berge, M van Atten, E Burgerhout, A Beck, PJ Mirtschin, E Kochva, F Witte, BG Fry, AE Woods & MK Richardson. 2008. Evolutionary origin and development of snake fangs. *Nature* 454: 630-633.
- Wall M & R Shine. 2007. Dangerous food: lacking a venom and constriction, how do snake-like lizards (*Lialis burtonis*, Pygopodidae) subdue their lizard prey?. *Biological Journal of Linnean Society* 91: 719-727.
- Walls GL. 1940. Ophthalmological implications for the early history of snakes. *Copeia* 1940:1-8.
- Weishampel DB. 1995. Fossil, function, and phylogeny. En: JJ Thomason (ed.), *Functional Morphology in Vertebrate Paleontology*, pp 34-54, Cambridge University Press, Cambridge.
- Werman S. 1992. Phylogenetic relationships of Central and South American pitvipers of the genus *Bothrops* (*sensu lato*): cladistic analyses of biochemical and anatomical characters. En: JA Campbell y ED Brodie Jr., (eds.), *Biology of the Pitvipers*, pp. 21-40, Selva Natural History

- Book Publishers, Tyler.
- Wever EG. 1978. *The reptile ear, its structure and function*. Princeton University Press, New Jersey, 1024 pp.
- Whistler DP & JW Wright. 1989. A Late Miocene rear-fanged colubrid snake from California with comments on the phylogeny of North American snakes. *Herpetologica* 45 (3): 350-367.
- Wiens JJ. 2008. Systematics and herpetology in the age of genomics. *Bioscience* 58 (4): 297-307.
- Wiens JJ & JL Slingluff. 2001. How lizards turn into snakes: a phylogenetic analysis of body-form evolution in anguid lizards. *Evolution* 55: 2303-2318.
- Wiens JJ, MC Brandley & TW Reeder. 2006. Why does a trait evolve multiple times within a clade? Repeated evolution of snakelike body form in squamate reptiles. *Evolution* 60 (1): 123-141.
- Wiens JJ, CA Kuczynski, SA Smith, DG Mulcahy, JW Sites Jr, TM Townsend & TW Reeder. 2008. Branch length, support, and congruence: Testing the phylogenomic approach with 20 nuclear loci in snakes. *Systematic Biology* 57: 420-431.
- Wilcox TP, DJ Zwickl, TA Heath & DM Hillis. 2002. Phylogenetic relationships of the dwarf boas and a comparison of Bayesian and bootstrap measures of phylogenetic support. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 25: 361-371.
- Wiley EO, D Siegel-Causey, DR Brooks & VA Funk. 1991. *The Compleat Cladist: a primer of phylogenetic procedures*. Special Publication, The University of Kansas Museum of Natural History. Lawrence, KS, 158 p.
- Williams EE. 1959. The occipito-vertebral joint in the burrowing snakes of the family Uropeltidae. *Breviora* 106: 1-10.
- Wilson LD. 1968. A fracture plane in the caudal vertebrae of *Pliocercus elapoides* (Serpentes: Colubridae). *Journal of Herpetology* 1 (4): 93-94.

- Witmer LM. 1995. The extant phylogenetic bracket and the importance of reconstructing soft tissues in fossils. En: JJ Thomason (ed.), ***Functional Morphology in Vertebrate Paleontology***, pp 34-54, Cambridge University Press, Cambridge.
- Wüster W, L Peppin, CE Pook CE & DE Walker. 2008. A nesting of vipers: Phylogeny and historical biogeography of the Viperidae (Squamata: Serpentes). ***Molecular Phylogenetic and Evolution*** 49 (2): 445-59.
- Young BA. 1998. The comparative morphology of the intermandibular connective tissue in snakes (Reptilia: Squamata). ***Zoologischer Anzeiger*** 237: 59-84.
- Zachos JC, M Pagani, L Sloan, E Thomas & K Billups. 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to Present. ***Science*** 292: 686-692.
- Zaher H. 1994. Les Tropidopneustes (Serpentes; Alethinophidia) sont-ils réellement monophylétiques? Arguments en faveur de leur polyphylétisme. ***Comptes Rendus Académie des Sciences (Sciences de la vie)*** 317: 471-478.
- Zaher H. 1994. Comments on the evolution of the jaw adductor musculature of snakes. ***Zoological Journal of Linnean Society*** 111: 339-384.
- Zaher H. 1998. The phylogenetic position of *Pachyrhachis* within snakes (Squamata, Lepidosauria). ***Journal of Vertebrate Paleontology*** 18: 1-3.
- Zaher H & O Rieppel. 1999a. Tooth implantation and replacement in squamates, with special reference to mosasaur lizards and snakes. ***American Museum Novitates*** 3271: 1-19.
- Zaher H & O Rieppel. 1999b. The phylogenetic relationships of *Pachyrhachis problematicus*, and the evolution of limblessness in snakes (Lepidosauria, Squamata). ***Comptes Rendus Académie des Sciences, Sciences de la Terre et des Planètes*** 329: 831-837.
- Zaher H & O Rieppel. 2002. On the phylogenetic relationships of the

- Cretaceous snakes with legs, with special reference to *Pachyrhachis problematicus* (Squamata, Serpentes). ***Journal of Vertebrate Paleontology*** 22: 104-109.
- Zaher H, S Apesteguia & CA Scanferla. 2009. The anatomy of the Upper Cretaceous snake *Najash rionegrina* and the evolution of limblessness in snakes. ***Zoological Journal of the Linnean Society*** 156 (4): 801-826.
- Zaher H, FG Grazziotin, JE Cadle, RW Murphy, JC Moura-Leite & SL Bonatto. 2009. Molecular phylogeny of advanced snakes (Serpentes, Caenophidia) with an emphasis on South American Xenodontines: a revised classification and descriptions of new taxa. ***Papéis Avulsos de Zoologia*** 49 (11): 115-153.
- Zangerl R. 1944. Contribution to the osteology of the skull of the Amphisbaenidae. ***The American Midland Naturalist*** 31: 417-454.
- Zar JH. 1984. ***Biostatistical analysis***. Second edition. Prentice-Hall Inc, Englewood Cliff, 718 p.
- Zug GR, LJ Vitt & JP Caldwell. 2001. ***Herpetology***. Academic press, 630 pp.



## Apéndice 1

*Matriz de caracteres morfológicos y moleculares*

## *Morfología*

*Mosasaurus hoffmanni*

000000000?????0?00?0??0000??0000?00000?0000?0??000?01??0?00?100??00000?0??0?0  
??000?00?000?000??0?1???0?000000?00000???0?0?00

*Najash rionegrina*

0????????????????????????????3?????????00?0000?00?????????0???00?00010??00?01?0?  
??0?????????0???????0010000111011001?1000

*Dinilysia patagonica*

11??0?0???00????????10100000?0000100011011?00001000001?000000100010001001100  
100001001000000001100112????0?111001010?????1???

*Pachyrhachis problematicus*

1200001?????????????1?0?1?0???0?10?10?1?20?0??01?011?1?????10110?11??1???1?????  
???0??001121??1????1?12110001?1011211?0101

*Haasiophis terrasanctus*

120000111?????????????0?10???10?0?1?0?10?0?0010011?1???111?110?11?11?????????  
 ?????00?001121??11????111?1?0001??011211?0101

*Eupodophis descouensi*

12000011?????????0?1?20??0??10?01?10?????0?010?1?????1?1?1???11?1????????????  
 ????20?1?1?21????111?1?000???0?????101

*Wonambi naracoortensis*

1200001????????????????????00?011?011200001???1?????011??1?000??1010121?10  
20011?0?0???21001???????0?100011110??????1???

*Yurlunggur* sp

120000111001?21??0100?000011?03010010011201?2000?????1100?11001?111?00?0?0?0?  
??110??11?0?0???2??0??????0?100011110?????1???

*Taxón A*

120000011?2????????????1000?1?1?11?00111120????????????11?010?00?????????????????????  
 ?????????2???102?????0?110011010?????1???

*Taxón B*

1220001?????210?0?00?1000?1?132110011112?100011?0????11101?11???211?????????????  
??

*Lanthanotus borneensis*

```
000000000000002000000??0?00000000010010000?0000?0?0000000?00000010000?0000000
?000?0000?000000000000??000000010000000000000?0000000
```

*Dibamus novaeguineae*

00000000000000?00010??1000?00000011??0000??000?0?21???00??0000100?00?0010?00?0  
20?0000?0?0?0000001??0?00?0?10100010100000?0001000

*Amphisbaena alba*

00000000000000?00000??0000?00000011??0000??000?0??00??00??0000000?00?0010?00?0  
20?0000?0?0?0000001??0?000????????????????????

*Leptotyphlops humilis*

00?0??01000101?000111?0?00210010111??0??0?0000?1?11??0??0110000010001110?0002  
20011101010100000010011?000300001110100011?1101101

*Typhlops jamaicensis*

00000001000101?000111?0?00210010111??0?0?0000?1?11???0?0?11100010000010?0002  
20011101010100000010001?000300001110100011?1101?01

***Liotyphlops albirostris***

0000000100011?0000111?0?002?0010111?0?0?0000?1?11??00?0?11100020001110?0002  
2001110001010000001001????300001110100011?1101?01

***Anilius scytale***

11000010100112100010000100111022111?01010001100?10000110001101100000001100  
00211?1111001000010111001?01030001111010001111101?01

***Anomochilus leonardi***

110000111101121000101?0000111011111?00000001100?11??01?00110100000000110?1  
02111111000100001011100112010????????????????????

***Cylindrophis ruffus***

110000111101121000100000001110211100001020001100?1000011000010110000000110  
000211111110010000101110010201030001111010001111101?01

***Uropeltis melanogaster***

110000110001120000101?0000111011111?00010001100?11??01?0001?1000000001100?  
02111111100100001011100112010????????????????????

***Xenopeltis unicolor***

12000010110112101010001010111021111?1102?00110010000011001011111110001110  
10211011100110101?3210010201021011110100011?1101?1?

***Loxocemus bicolor***

1100001011011210101000101011102110000010200011101000101100001111111111011  
100211011100110100101210010201031011111010001101101?01

***Python molurus***

120000102111121010100011011111211001101120102010000111111101111111111011  
100111010201110100101210010201031001110110101121101?01

***Boa constrictor***

12000011221112101010001001111121110100112011201012011111111111011101111011  
110111010201110100101210010211031001110110101121101?01

***Eryx miliaris***

120000112211120010100010011111221101001110102010120111111111111101111011  
1001110102001101001012100102?1031001110110101121101?01

***Lichanura trivirgata***

120000112211121010100010011111221100001120101010?0010011111111111101?110111  
102110112001101001012100102?10?0?11101?01011?1101??

***Ungaliophis continentalis***

120000112211121010100010011111221100001120101010?0010011101111111111111011  
100111011200110101?2210010211031001110110101121101?01

***Exiliboa placata***

120000112211121010100010011111221100001120101010?0010011111111011111111011  
100211011200110101?22100102?1031001110110101121101?01

***Casarea dussumieri***

120000112211221010100010011111221100001120101010?0010?111010110111111110111  
002110112001101001012100112110310011101101?1121101?1?

***Tropidophis haetianus***

120000112211221010100010011111211100101120101011?001111110?0100112111110111  
11111011200110101?3211010201121001100110121111101?01

***Trachyboa boulengeri***

120000112211221010100010011111211100101120101011?0011111101010011211111011  
111111011200110101?3211010201121001100110121111101?01

***Acrochordus granulatus***

120000112221220011211011001111321100101121110021?0011011101110011211111011  
100211011?0?0?0111?3211011201121001110110111121100?1?

***Xenodermus javanicus***

120000112?21221011211011011111321101101121103021?0011?111010110112112110111  
102?1011201110111?32110102011?0?11101101?????1???

***Bitis arietans***

12??1?11222122001121110100111132110000????103011?00111111?211?01121121101111  
12?1011201112111?3211111?01121001110110111121111?1?

***Parias sumatranus***

12??1?11222122?01121110100111132110000???103011?00111111?211?01121121101111  
12?1011201112111??3211111?0112100111011011121111?1?

***Agkistrodon contortrix***

12??1?11222122001121110100111132110000???103011?00111111?211?01121121101111  
1211011201112111??3211111?011??0?111011011????1???

***Crotalus durissus***

12??1?11222122001121110100111132110000???103011?00111111?211?01121121101111  
12?1011201112111??3211111?0112100111011011121111?1?

***Bothrops alternatus***

12??1?11222122001121110100111132110000???103011?00111111?211?01121121101111  
1211011201112111??3211111?0112100111011011121111?1?

***Azemiops feae***

12??1?112221220011211?0100111132111??0???103011?0011?111?211101121121101111?  
2?1011201111111??3211111????????????????????1???

***Atractaspis sp***

12??1?112201220111211?1100111132111??0???103001?0011001?02011001211211011111  
2?1011201110111??321??112????0?1111101111??111???

***Bungarus fasciatus***

12000111222122011121111100111132110000?1?1103011?001111110101?0112112110111  
112?1011201111111??32120112011310011101101111?1111?1?

***Dendroaspis polylepis***

12000111222122?11121111100111132110000?1?1103011?001111110111?0112112110111  
112?1011201111111??32120112011310011101101?1121111?1?

***Naja nivea***

12000111222122001121111100111132110000?1?1103011?00111111011110112112110111  
112?1011201111111??321201120113100111011011121111?1?

***Cacophis squamulosus***

12000111222122011121111100111132110000?1?1103011?0011111101?110112112110111  
102?101120?111111??32120112?11????????????????1???

***Micrurus fulvius***

12??0111222122011121111100111132111??0?1?1103111?001111110111101121121101111  
1221011201111111??32120112011??0?11111?011????1???

***Lycophidion capense***

?20000112221220011211111001111321100001121103011?00111111010110112112110111  
112?1011200110111??32110112011????????????????1???

***Macrelaps microlepidotus***

122100112221220?1121111100111132110010?101103111?00111111010110112112110111  
102?1011201110111??32110112011?100111?1101?1121111?1?

***Mehelya capensis***

120000112221220111211111001111321100001121103011?0011111101011011211211011  
1112?101120?111111??32110112011?10011101101?1121111?1?

***Nerodia rhombifer***

121000112221220111211111001111321100001121103011?0011111101011011211211011  
1112?1011201111111??321101120113100111011011121111?1?

***Natrix natrix***

121000112221220111211111001111321100001121103011?0011111101011011211211011  
111211011201111111??32110112011????????????????1???

***Diadophis punctatus***

121000112221220111211111001111321100001121103011?0011111101111011211211011  
111211011201110111??32110112011????????????1????1???

***Lampropeltis getula***

12?000112221220111211111001111321100001121103011?00111111010110112112110111  
11211011201111111??3211011201131001110110101121111?1?

***Philodryas baroni***

122100112221220111211111001111321100001121103011?0011111101011011211211011  
11?2?1011201110111??3211011201131001110110101121111?1?

122100112221220111211111001111321100001121103011?0011111101011011211211011  
111211011201110111?23211011201131001110110101121111?1?

*Mosasaurus hoffmanni*

[illegible]

GAAGTAACCTCAGCCCATACACC?TTGCCACGCCACATCCCCACGGATAAACAGCAGT  
GAACTAACATTAGGCCATAGGCGATCAAGCC????TGACCTAGTTATGACAACTAGGG  
CT?GGCAAATTTTCGTGCCAGCAGCCGCGGTACACGAAAAG?????CCCAAACAAT?  
GCTCCCGGCGTAAAGTGTGACCAGA????ATACCAGTCTATTCCCTTAAGGA???GAAA  
CTAAAACTAAGCTGTAAAATACCAAGACATTAGGAACCCTACAATCCTTAAATT???AA  
AAGACATTTGACTC

[illegible]

AAGGACTTG GCGGTGTCCCAA?ACAGCCTAGAGGAGCCTGTCTGTAAACC??GATA  
CTACGCGCTATACCTAACCGCCAATTGCAACCAACCATCAGCCTATATACCGCCGTC  
GCC?AGTCCACCTTATGAAAGCCGCCAAGTGGACAAAAAAGTCTAACCCACTAATAC  
GACAGGTCAAGGTGTAGCTAATGAGGCGG??AAGAGATGGGCTACATTTTCATTCAA?  
CGACTACACGAAAAGCGAGATGAAA???CGCCCGCTAGAAGGCGGATTTAGTAGTAA  
????GAAAATAATCCCATTTA

[illegible][illegible]

١٢٣٤٥٦٧٨٩١٠١١١٢١٣١٤١٥١٦١٧١٨١٩٢٠٢١٢٢٢٣٢٤٢٥٢٦٢٧٢٨٢٩٣٠٣١٣٢٣٣٣٤٣٥٣٦٣٧٣٨٣٩٤٠٤١٤٢٤٣٤٤٤٥٤٦٤٧٤٨٤٩٥٠٥١٥٢٥٣٥٤٥٥٥٦٥٧٥٨٥٩٦٠٦١٦٢٦٣٦٤٦٥٦٦٦٧٦٨٦٩٧٠٧١٧٢٧٣٧٤٧٥٧٦٧٧٧٨٧٩٨٠٨١٨٢٨٣٨٤٨٥٨٦٨٧٨٨٨٩٩٠٩١٩٢٩٣٩٤٩٥٩٦٩٧٩٨٩٩١٠١١١٢١٣١٤١٥١٦١٧١٨١٩٢٠٢١٢٢٢٣٢٤٢٥٢٦٢٧٢٨٢٩٣٠٣١٣٢٣٣٣٤٣٥٣٦٣٧٣٨٣٩٤٠٤١٤٢٤٣٤٤٤٥٤٦٤٧٤٨٤٩٥٠٥١٥٢٥٣٥٤٥٥٥٦٥٧٥٨٥٩٦٠٦١٦٢٦٣٦٤٦٥٦٦٦٧٦٨٦٩٧٠٧١٧٢٧٣٧٤٧٥٧٦٧٧٧٨٧٩٨٠٨١٨٢٨٣٨٤٨٥٨٦٨٧٨٨٨٩٩٠٩١٩٢٩٣٩٤٩٥٩٦٩٧٩٨٩٩

[illegible]

**Experiments**

***Wonambi naracoortensis***

??  
??  
??  
??

***Yurlungur sp***

??  
??  
??  
??

***Taxón A***

??  
??  
??  
??

***Taxón B***

??  
??  
??  
??

***Leptotyphlops humilis***

AAGGACTTGACGGTGCCCCACA?TCAACCTAGAGGAGCCTGTTCCATAATC??GATA  
ACCCACGCTCAACCCAACCGTCTCTAGC????CAATCAGTCTATATACCGCCGTCGCC  
?AGCTCACCTTGCAAGAGCCAAAAAGTGAACACAACAGCCACCA?CCCTAAAACGACA  
GGTCAAAGCGTAGCAAATGAGGCGG?AGTAAAATGGGCTACACTCTCTACAAC?AGA  
GCACG?AAAGAATGGCATGAAA???AACCACCCGAAGCCGGATTAGCAGTAAGTT??  
?AAACAAGCCTGTTTA

***Typhlops jamaicensis***

AAGGACTTGACGGTGTCACACACAACCTAGAGGAGCCTGTCCTATAATC??GATG  
ATCCACGAAGGACCTTACCACCTTTTCGC????CCAACAACCTATATACCGCCGTCGAA  
?AGTTCACCTTATGAAAGAAAAAAGTGAACACAATAGCTCAA??CACTAAAACGTCA  
GGTCAAGGTGTAGTTAATGGGGTGG?CTAGAGATGGGCTACATTTCCTATTAA?AGG  
AAAAACGAACGGTAAGATGAAA?ACTAAC?CA?GAAGGAGGATTAGTAGTAAAAC??  
AGGATCAGA?AAGCCTG

***Liotyphlops albirostris***

AAGGACCTGACGGTACCCACAT?CAACCTAGAGGAGCCTGTCCCATAAACC??GATA  
ACCCCGGATANACCTCACCACCTCTAGC????CAACCAGTCTATATACCGCCGTCGC  
C?AGCCTATCTTGTGAGAGAAA????TAGACAAAACAGCCCAA??CACTAAAACGACAG  
GTCGAAGTGTAACAAACGGAGCGG?GCAAAGATGGGCTACATTTCTAACTA??GAAC  
ACACAGAGGGCACTATGAAA?ACACACGNN?NAAAGNGANTTTAGCAGTAAGAA?A  
GAAACAGA?GAGTCTG

***Anilius scytale***

AAGGACTTGACGGTGCCCCACATTCAACCTAGAGGAGCCTGTCCACTAACC??GATA  
ATCCACGATTAACCCCTACCATTCTTGC????CACACAGTCTATATACCGCCGTCGCC  
?AGCCTACCTTGTAAGCCACATAGTGAGCCTAATAGCCCC??CACTAAAACGACA  
GGTCGAGGTGTAACCTAATGAAATGG?CATAAGATGGGCTACATTACCTAATT?AAGG  
TACACGAACAAAACCTATGAAA?CTAGTCTTC?AAAGATGGATTAGCAGTAAGTT?A  
GGAATAAA?ATACCAA

***Anomochilus leonardi***

AAGGACTTGACGGTACTTCACACCCAACCTAGAGGAGCCTGTCTATTAAACC??GATA  
ATCCACGATTAACCCAACCATTTCTAGC????CATCCAGCCTATATACCGCCGTCGCC  
?AGCCTACCTTATGAAAGAAACAAAGTAAGCCAAATAGTAACA??CACTAACACGACA  
GGTCGAGGTGTAACCTAATGAAATGG?ACCAAGATGGGCTACATTATCTAACAC?AGAT  
AATACAAATAAAGCTATGAAA?CTAGCTATT?GAAGGCGGATTAGCAGTAAGTT?A  
AGAACATA?ATACTCA

***Cylindrophis ruffus***

AAGGACTTGACGGTACTTCACACTCAACCTAGAGGAGCCTGTCTATTAAACC??GATA  
TTCCACGATTAACCCAACCATTTCTAGC????CATCCAGCCTATATACCGCCGTCGCC

?AGCCTACCTTGTAAGAAACAAAGTAAGCTAAACAGTATTA??CACTAACACGACA  
GGTCAAGGTGTAACCTAATGAAATGG?ACCAAGATGGGCTACATTATCTAACTC?AGAT  
AACACGAATAAAGTCATGAAA??CTAACTCTT?AAAGGCGGATTTAGCAGTAAGCC??G  
AGAATAGA?ACACTCA

***Uropeltis melanogaster***

AAGGACTTGACGGTATTTTACACCCCAACCTAGAGGAGCCTGTCTACTAACC???GATA  
ATCCACGATTAACCCCAACCGTTCCTAGC?????CCC?CAGCCTATATAACCGTCGCC  
?AGCCTACCTTACAAAAGAAACATAGTAAGCTAAACAGTAACA??CACTAAAACGACA  
GGTCAAGGTGTAGCTAATGAAACGG?ACTAAGATGGGCTACATTTTCTGACCC?AGAC  
CACACGAACCAGGCCATGAAA??CAAACCTCC?GAAGGCGGATTTAGCAGTAAGCT??  
GAGAACACA?ATACTCA

***Xenopeltis unicolor***

AAGGACTTGACGGTACTTCACACTCAACCTAGAGGAGCCTGTCTACTAACC???GATA  
ATCCACGATTAACCCGACCACTTCTAGC?????CCCC?AGTCTATATAACCGCCGTCGCC  
?AGCCACCTTGTGAAAGAAACAAAATGAGCTAAACAGTCATA??CACTAACACGACA  
GGTCGAGGTGTAACCTAATGAAGTGG?ACCAAGATGGGCTACATTTTCTAACAC?AGAC  
TATACGAATAAAGTCATGAAA??CTTACCTTA?GAAGGTGGATTTAGCAGTAAGAT??G  
AGAACACA?ACACTCA

***Loxocemus bicolor***

AAGGACTTGACGGTACTTCACACTCAACCTAGAGGAGCCTGTCTACTAACC???GATA  
ATCCACGATTAACCCAGCCACTTCTAGC?????CATC?AGTCTATATAACCGCCGTCGCC  
?AGCCTACCTTGCAAAAGAAACAAAGCGGGCATAATAGTGTGAG?CACTAACACGACA  
GGTCGAGGTGTAACCTAATGAAGTGG?ACCAAGATGGGCTACATTTTCTAACAT?AGAC  
TATACGAACAAAGATATGAAA??TCATCTTTC?AAAGGCGGATTTAGCAGTAAGCT??G  
AGAACATA?ATACTCA

***Python molurus***

AAGGACTTGACGGTACTTCACC??CAACCTAGAGGAGCCTGTCTAATAACC???GATAA  
CCCACGATTAATCCAACCACTTCTAGC?????CACCCAGTCTATATAACCGCCGTCGCC?  
AGCTCACCTTGCAAAAGAAACAAAGTGAACCAAATAGTCATA??CACTAACACGACAG  
GTCGAGGTGTAACCTAATGAAATGG?ACTATGATGGGCTACATTTTCTAATAC?AGACC  
ATACGAATAAAGACATGAAA??CTTTCTTTTGAAGGTGGATTTAGCAGTAAGAT??GA  
GAACACA?ATACTCA

***Boa constrictor***

AAAGACTTGACGGTACTTCAC??CCAACCTAGAGGAGCCTGTCTAATAACC???GATAA  
CCCACGATCAACCCCAACCGCCACTAGC?????CACTCAGCCTATATAACCGCCGTCGCC?  
AGCCACCTTGTGAAAGAAACCAAGTGGGCACAATAGTCCCA??CACTAACACGACA  
GGTCGAGGTGTAGCTTATGGGGCGG?ACAAGGATGGGCTACATTATCTAAACC?AGA  
TAAAACGAAAAAGCCGTGAAAACCAAGCCTTATGAAGGAGGATTTAGCAGTAAGAT  
??GAGGACATA?ATACTCA

***Eryx miliaris***

AAAGACTTGACGGTACTTCAC??CCAACCTAGAGGAGCCTGTCTACTAACC???GATAA  
TCCACGATTAACCCCAACCGATTCTAGC?????CGCCAGCCTATATAACCGCCGTCGCC?  
AGCCTACCTTGTGAAAGAAACCAAGTGGGCTAAACAGTAATA??CACTAACACGACAG  
GTCGAGGTGTAGCTTATGAAACGG?ACAAAGATGGGCTACATTTTCTAACAT?AGACA  
AAACGAATAAAGTTGTGAAA??CTAAC?CCA?AAAGGCGGATTTAGCAGTAAGCT??AA  
GAACATA?ATACCTA

***Lichanura trivirgata***

AAAGACTTGACGGTACTTCACACTCAACCTAGAGGAGCCTGTCTACTAACC???GATA  
ATCCACGATTAACCCGACCACTTCTAGC?????CACCCAGCCTATATAACCGCCGTCGC  
C?AGCCTACCTTGTGAAAGAAACCAAGTAGACCAAATAGTAACA??CACTAACACGAC  
AGGTCGAGGTGTAGCTAATGAGGTGG?ACCAAGATGGGCTACATTTTCTAACAC?AG  
ACAATACAGACAA?GCTATGAAA??CTAACTCCA?AAAGGCGGATTTAGAAGTAAGCT?  
?AAGAACACA?ATACCTA

***Ungaliophis continentalis***

AAAGACTTGACGGTACTTCACATTCAACCTAGAGGAGCCTGTCTACTAACC???GATA  
ACCCACGATTAACCCCAACCCCTTCTGGC?????CACCCAGCCTATATAACCGCCGTCGC  
C?AGTCCACCTTGTAAAAGAACTAAGTGGGCTCAACAGTATCA??CACTAACACGAC  
AGGTCGAGGTGTAGCTTATGAAGCGG?ACTAAGATGGGCTACATTTTCTAACCT?AGA

CCACACGGACAAAGCCATGAAA??CCAACCTCCA?CAAGGCGGATTTAGCAGTAAGTT??  
AGAGACATA?ATATCTG

***Exiliboa placata***

AAAGACTTGACGGTACTTCACACCCAACCTAGAGGAGCCTGTCTATTAACC???GATA  
ATCCACGATTAACCCCTGCCCTTCTGGC?????CACCCAGCCTATATACCGCCGTCGCC  
?AGCTTACCTTGTGAAAGAAACCAAGTAAGCCAAATAGTACTA??CACTAACACGACA  
GGTCAAGGTGTAGCTCATGAAGAGG?ACCAAGATGGGCTACATTTTCTAACCC?AGA  
CCAAACGACAAAGCTATGAAA??CCAGCTCTA?AAAGGCGGATTTAGCAGTAAGCC??  
AAGAACATA?ATACTCA

***Casarea dussumieri***

AAGGACTTGACGGTACTTCAC??CCAACCTAGAGGAGCCTGTCTAATAACC???GATAC  
TCCACGATTAACCCAACCACTTCTAGC?????CATACAGTCTATATACCGCCGTCGCC?  
AGCCTACCTTATGAAAGAAACAAAGTAAGCCAAACAGTCAAA??CACTAACACGACAG  
GTCGAGGTGTAACCTTATGAAGTGG?AAAAAGATGGGCTACATTTTCTAGTAT?AGACT  
AAACGGACATAGCTGTGAAA??CCGACTATT?AAAGGAGGATTTAGTAGTAAGAT??GA  
GAACACA?ATACTCA

***Tropidophis haetianus***

AAGGACTTGACGGTGTCTTATGTTCAACCTAGAGGAGCCTGTCTAATAACC???GATA  
ACCCACGATTAACCCCTACCACCCAAGGC?????CACACAGTCTATATACCGCCGTCGA  
A?AGCCTATCTTACAAAAGAAACAAAATGAGCTAAATAGTACTA??CACTAACACGAC  
AGGTCGAGGTGTAACCTAATAGGGTGGGACCAAGATGGGCTACATTACTTAATTC?AA  
GTAATACGAACAAGACTATGAAA??CTAGACCTC?AAAGGCGGATTTAGTAGTAAGCT  
??AGGAATAGA?ATACCTA

***Trachyboa boulengeri***

AAGGACTTGACGGTGTCCCACATTCAACCTAGAGGAGCCTGTCTACTAACC???GATA  
ACCCACGATTAACCCCTACCACCCATGGC?????CACACAGTCTATATACCGCCGTCGC  
A?AGCCTATCTTGCAAAAGAAATACAATGGGCTAAACAGTGCCA??CACTAATACGAC  
AGGTCGAGGTGTAACCTAATGGGGTGGGAC?AAGATGGGCTACATTACTCAATCC?GA  
GTAATACGAACAACAACTATGAAA??CTAGCTTTT?AAAGGAGGATTTAGCAGTAAGAT?  
?GAGAATAAA?ATACTCA

***Acrochordus granulatus***

AAAGACTTGACGGTACTTCATA?ACAACCTAGAGGAGCCTGTCTAATAACC???GATAA  
CCCACGATCAACCCAACCACTTCTAGC?????CATCCAGTCTATATACCGCCGTCACC?  
AGCCACCTTGTGAAAGAAACAAAGCGAGCTCAACAATATAA??CACTAGTAAGACAG  
GTCGAGGTGTAACAAATGAAGTGG?ACCAAGATGGGCTACATTTTCTAACAC?AGAAA  
ACACGAACAGAAATATGAAA??AACTCCTAGAAGGCGGATTTAGCAGTAAGCT??AA  
GAACACC?ATACTTA

***Xenodermus javanicus***

AAAGACTTGACGGTACTTCAAA?CCAACCTAGAGGAGCCTGTCTAGTAACC???GATAA  
TCCACGCTTAACCCAACCCGCTCTAGC?????CAACCAGTCTATATACCGCCGTCGCC?  
AGTCCACCTTATGAAAGAACCAAGTAACTCAATAGTATCA??CACTAACACGACAG  
GTCGAGGTGTAACCAATGAGCCGGCAACA?GATGGGCTACATTTTCTAATCCTAGAA  
CAGACAGACAAGAACATGAAA??ACACCTTT?GAAGGTGGATTTAGCAGTAAGCCCC  
GAGAGCAAA?TTACCCA

***Bitis arietans***

AAAGACTTGACGGTACTTCACC?ACAATCTAGAGGAGCCTGTCTAATAACC???GATAA  
CCCACGATTAACCCAACCCCTCTTGC?????C?AACAGTCTATATACCAACCGTCGCA?  
AGCTTACCTTGTAAAAGAAACAAAGCAAGCCAAACAGTATTT??CACTAAAACGACAG  
GTCGAGGTGTAACCTCATGAGCGGG?ACCTAGATGGGCTACATTCTCTC?CTT?AGAGA  
ATACGAATGACACCACGAAAC??TAGGCGTCTGAAGGAGGATTTAGCAGTAAGAT??G  
GGGATAAA?ATACCCA

***Parias sumatranus***

AAAGACTTGACGGTGCTTCACC?CCGACCTAGAGGAGCCTGTCCAATAACC???GACA  
ATCCACGATTAACCCAACCACTTCTTGC?????CTAACAGTCTATATACCGCCGTCGCC  
?AGCTTACCTTGTAAAAGAAATAAAGTGAGCTTAATAGTAACA??CACTAAAACGACA  
GGTTCGAGGTGTAACCTTATGAAGAGG?GCCAAGATGGGCTACATTCTCA??AGC?CGAG  
AATACGAATAACACTATGAAA??TTTATGATTAAAGGCGGATTTAGCAGTAAGAT??G  
GGAATAAA?ATACCTA

AAAGACTTGACGGTACTTCACC?ACACCCTAGAGGAGCCTGTCTAATAACC???GATAA  
TCCACGATTAACCCAACCCCCCTCTTGC?????C?AACAGTCTATATACCGCCGTCGCC?  
AGCTTACCTTGTA AAAAGAAATATAGTGAGCTAAATAGTACTT??CACTAAAACGACAG  
GTCGAGGTGTA ACTAATGAAG??G?GTTAAGATGG?CTACATTCTCC??AAC?CGAGAAC  
ACGAACAATACTATGAAA??T TAGTACTTAAAGGCGGATTTAGCAGTAAGAT??AAGA  
ATAAA?AAGCTTA

AAAGACTTGACGGTGCTTCACC?ACGCCCTAGAGGAGCCTGTCCAGTAACC??GATA  
ATCCACGATTAACCCAACCCCTTCTAGC????CTGACAGTCTATATACCGCCGTCGCC  
?AGCTTACCTTGTGAAAAGAAAGAAAGTGAGCTAAATAGCACCA??CACTAAAACGACA  
GGTCGAGGTGTAACATAATGAAGAGG?ACTAAGATGGGCTACATTCTCT??AAC?CGAG  
AACACGAACAACACTATGAAA??T TAGTGTTTAAAGGCGGATTTAGCAGTAAGTT??A  
AGAATAAA?ACACCTA

AAAGACTTGACGGTACTTCACC?ACACCCTAGAGGAGCCTGTCTAATAACC??GATGACCCACGATTAACCCAGCCCCCTCTTGC?????C?CACAGTCTATATACCGCCGTCTTACAGCCTACCTTGTA AAAAGAGATAAAGTAGGCCAAACAGTACCTA?CACTAAACGACAGGTGAGAGGTGTA ACTCATGAGAGGG?ACCAAGATGGGCTACACTCTCCC?CC??GAG AATGCAGACAACACTATGAAAC??TAGTC?TTTAAAGATGGATTTAGCAGTAAGAT??AGGGATAAA?AAACCTA

AAAGACTTGACGGTGCTTCATC?ACAACCTAGAGGAGCCTGTCTAACAACC???GACA  
ACCCACGATTAACCCAACCCTTTCTTGC?????C?AACAGTCTATATACCGCCGTCGCC?  
AGCTTACCTTGTAAGGAATTATAGTGAGCTAAATAGTACTA??CACTAAAACGACAG  
GTCGAGGTGTAACCAATGAAAGGG?ATCAAGATGGGCTACATTCTCCTGACC?TGAG  
AATACGAATAACACTACGAAAA??TTAGTGCTTGAAGGCGGATTTAGCAGTAAGAT??A  
AGAATAAA?ACACTTA

AAAGACTTGACGGTACTTCATA?TCAACCTAGAGGAGCCTGTCTAATAACC???GATAA  
TCCACGATAAACCCAACCTTTTTCTAGC?????CCTACAGTCTATATACCGCCGTCGCC?  
AGCTTACCTTATGAAAGAAACAAAGTAAGCCCAACAATACC?C?CATTAACACGACAG  
GTCGAGGTGTAACCAATGAAAAGG?ATAAAGATGGGCTACATTTTCTAAATC?AGAAA  
AAACGAATAA?ACTATGAAA??CTAGAAACT?GAAGGAGGATTTAGCAGTAAGAT??AA  
GAACATA?ATACTTA

AAAGACTTGACGGTACTTCACA?TCAACCTAGAGGAGCCTGTCTAATAACC???GATAA  
TCCACGATTAACCCAACCCTATCTAGC?????CTAACAGTCTATATACCGCCGTCGCC?  
AGCTTACCTTGTGAAAGAAATAAAGTAAGCATAATAACACTA??CATTAATACGACAG  
GTCGAGGTGTAACATAATGATAAGG?AAAAAGATGGGCTACATTTTCTAACCC?AGAAA  
ACACGGATAA?GCTATGAAA??ATAAAACT?GAAGGAGGATTTAGCAATAAGAT??GA  
GAACATA?ATACCCA

[illegible]

AAAGACTTGACGGTACTTCACA?CCAACCTAGAGGAGCCTGTCCAATAACC???GATAA  
TCCACGATTAACCCAACCCGTTCTGGC?????CTAACAGTCTATATACCGCCGTCGCC?  
AGCTTACCTTATGAAAGAACCAAAGTAAGCCCAACAACACCAC??ATTAATACGACAG  
GTCGAGGTGTAACCTAATGAATGGG??CAAAGATGGGCTACATTTTCTAACCC?AGAAA  
ACACGAACAG?ACTATGAAA??CTAGAAACT?GAAGGCGGATTTAGCAGTAAGCT??AA  
GAATAGA?ATGCTCA

AAAGACTTGACGGTACTTCACA?CCAACCTAGAGGAGCCTGTCCAATAACC???GATAA  
TCCACGATTAACCCAACCCCTCTAGC?????CCTCCAGTCTATATACCGCCGTCGCC?  
AGCTTACCTTGTGAAAGTAACAAAGTAAGCCCAATAACTTCAC?CATTAACACGACAG



GTCGAGGTGTAACATAATGAGCGGG?ACCAAGATGGGCTACATTTTCTAACCC?AGAA  
CAAACGAACAG?ACTATGAAA??CTAGAACT?GAAGGCGGATTTAGCAGTAAAT??G  
GGAACACACACACCCA

***Micrurus fulvius***

AAAGACTTGACGGTGCTTCACA?TCGACCTAGAGGAGCCTGTCTAATAACC??GATA  
ATCCACGATTAACCCAACCCCTCTAGC????CTA?CAGTCTATATACCGCCGTCGCC  
?AGCTTACCTTGTAAGAAATAAGCAAGCTCAATAACACTAT?CCTTAATACGACA  
GGTCGAGGTGTAACATAATGAGAGGG?ACAAGATGGGCTACATTTTCTATACT?AGAA  
AAAACGAATAG?ACTATGAAA??CTAGAACT?GAAGGCGGATTTAGAAGTAAGTT??G  
AGAATAGA?ACACCCA

***Lycophidion capense***

AAAGACTTGACGGTACTTCACA?TCAACCTAGAGGAGCCTGTCTAATAACC??GATAA  
CCCACGATTAACCCAACCATTTCTAGC????CTCACAGTCTATATACCGCCGTCGCC?  
AGCTTACCTTATGAAAGCAACAAAGTGAGCAAAACAGTAA?A??CACTAGCACGACAG  
GTCGAGGTGTAACCTCATGAAGTGG?ACAAAGATGGGCTACATTTTCTAACCC?AGAAA  
AAACGAATAA?ACTATGAAA??ACAGAAATT?GAAGGCGGATTTAGCAGTAAGAA??GA  
GAACAAA?ATACTCA

***Macrelaps microlepidotus***

AAAGACTTGACGGTACTTCATA?CCAACCTAGAGGAGCCTGTCTAATAACC??GATAA  
CCCACGATTAACCCAACCTCTCTAGC????CCC?CAGTCTATATACCGCCGTCGCC?  
AGCTTACCTTATGAAAGAAACAAAGTAAGCTCAATAACACCA??CGCTAACACGACAG  
GTCGAGGTGTAACATAATGAAAGGG?ACTAAGATGGGCTACATTTTCTAACCC?AGAAT  
AAACGAATAA?ACTATGAAA??CTAAAAAAT?GAAGGCGGATTTAGCAGTAAGTT??AA  
GAACAAA?ATACCTA

***Mehelya capensis***

AAAGACTTGACGGTGCTTCATA?CCAACCTAGAGGAGCCTGTCTAATAACC??GATAA  
TCCACGATTAACCCAACCTGCTCTCGC????CACACAGTCTATATACCGCCGTCGCC?  
AGCTTACCTCTGAGAGAAACAAAGTAAGCTAAATAGCAACA??CACTAACACGACAG  
GTCGAGGTGTAACATAATGAACAGG?ACCAAGATGGGCTACATTTTCTTAACCAGAA  
AA?ACGAACAG?ACTATGAAA??ATAGGAACT?GAAGGCGGATTTAGTAGTAAGAT??A  
AGAATAAA?ATACCTA

***Nerodia rhombifer***

AAAGACTTGACGGTACTTCACA?CCACCCTAGAGGAGCCTGTCTAATAACC??GATAC  
CCCACGATTAACCCGACCCACCCTAGC????CCAACAGTCTATATACCGCCATCGCC?  
AGCTTACCTTGTGAAAGAAACAAAGTAAACACACAG??CTAC?CACTAACACGATAG  
GTCGAGGTGTAACATAATGGGTGGG?AAAAAGATGGGCTACATTTTCTAATAC?AGAAA  
ACACGAATAG?ACTATGAAA??ATAGAAACC?GAAGGCGGATTTAGCAGTACGTT??AA  
GGACAAA?ATGCTTA

***Natrix natrix***

AAAGACTTGACGGTACTTCACA?CCACCCTAGAGGAGCCTGTCTAATAACC??GATAC  
CCCGCGATTAACCCCTACCCCTCTAGC????CCAGCAGTCTATATACCGCCATCGCC?  
AGCTTACCTTGTGAAAGAAACAGAGTAAACACACAG??CCAC?CACTAACACGATAG  
GTCGAGGTGTAACCTTATGAGGGGG?AATAAGATGGGCTACATTTTCTAACAC?AGAAA  
ATACGAATGG?ACTACGAAA??ATAGAAACC?GAAGGCGGATTTAGCAGTACATT??AA  
GGACAAA?ATGCTTA

***Diadophis punctatus***

AAAGACTTGACGGTACTTCACA?ACAGCCTAGAGGAGCCTGTCTAATAACC??GATAC  
CCCACGATTAACCCAACCCCCCTAGC????CTAACAGTCTATATACCGCCGTCGCC?  
AGCTCACCTTGTGAAAGAAACAAAGTGAAGTCAATAGA??CAC?CCCTAACACGACAG  
GTCGAGGTGTAACATAATGGGTGGG?ATAAGATGGGCTACATTTTCTAACAT?AGAAA  
ATACGAATAG?ACTATGAAA??CTAGAACT?GAAGGCGGATTTAGCAGTATGGT??AG  
GAACAAA?ATACCTA

***Lampropeltis getula***

AAAGACTTGACGGTACCTCAAA?ACAACCTAGAGGAGCCTGTCTAATAACC??GATAC  
TCCACGATTAACCCAACCCACTCTAGC????CTAACAGTCTATATACCGCCGTCGCC?  
AGCCTACCTTGTGAAAGAAACAAAGTGAGCCAAATAGCTATA??CACTAACACGACAG  
GTCGAGGTGTAACCTTATGGGGGGG?TCAAAGATGGGCTACATTTTCTAATAC?AGAAA

ACACGGATAA?ATCTATGAA??ATAGAAACT?GAAGGCGGATTTAGCAGTATACT??GA  
GAACAAC?ATACCCA

***Philodryas baroni***

AAAGACTTGACGGTACTTCACA?NCAACCTAGAGGAGCCTGTCTAATAACC??GATA  
CCCCACGATTAACCCAACCCCCCTGGC?????CCTACAGTCTATATAACCGCCGTCGC  
C?AGCTTACCTTGTGAAAGAAATAAAGTAAGCACACGGAATTCT?CCCACACACGAC  
AGGTCGAGGTGTAACCTTATGGGCGGG?TAAAAGATGGGCTACATTTTCTAATAC?AGA  
ACACACGAATAT?ACTATGAAA??CTAGAAACT?GAAGGCGGATTTAGCAGTACGAT??  
AAGAACAGA?ATCCTTA

***Leptodeira annulata***

AAAGACTTGACGGTACTTCATA?ACAACCTAGAGGAGCCTGTCTAACAACC??GATAC  
CCCACGATTAACCCAACCCACTCTAGC?????CTACCAGTCTATATAACCGCCGTCGCC?  
AGCTTACCTTGTGAAAGAAATAAAGTAAACAAAATAGGCCCCC?CCCTAACACGACA  
GGTCGAGGTGTAACAAATGAGCGGG?TAAAAGATGGGCTACATTTTCTAAAAC?AGA  
AAATACGAATTA?ACTATGAAA??ATAGAAACT?GAAGGCGGATTTAGCAGTACGTT??  
AGGAACATA?ATGCCAA

***Unidad ribosomal mayor (16s)***

***Mosasaurus hoffmanni***

??  
??  
??  
??  
?????

***Lanthanotus borneensis***

AGAACTGAACACACTAGCTATCGTACCAATCATATCAAAAGCCCACCACCCACGGGC  
AACAGAAGCCGCAACA?AAATATTTCTCGTCCAAGCCGCTGCATCATCAATAGTCCT  
AT?????TTTCTGCACTAATTAATGCACAATCCACGGGATTGTGGGACATCACACAGCT  
CTCAAACGAAGCTGCAAAAATCATACTAACAACCTGCACTCTCCATAAAACTA?GGACT  
GGTCCCAATACACTTCTGATTACCAGAAGTCCTCCAAGCCATGCCCATTTTAACCATA  
TTAATTATTACAACCTGACAAAACTTGCCCCAACAACCCTGCTCCTATTAATCTGAG  
ACCAGATTCCCACCTACCCTATTGCCAC

***Dibamus novaeguineae***

??  
??  
??  
??  
?????

***Amphisbaena alba***

CATGAGGATCATCTTGTCTCTCACGCTAAGTCAATGAAA??CTGATCTCCCGGT????CC  
AAAAGCCGAGATACACCCACAAGACGAGAAGACCCTGTGGAGCTTCAAATTACGCCT  
CATACAAACCTGAGCCCGTAATTTT?TGGTTGGGGCGACCTTGGAGCAAAACAAAAC  
CTCCAA??AAAATCTTACTTTAGGCCACACGCCGC??AAGACCTTAAATCCC????TTCG  
ACCCAA??TATAATTGATCAATGAA?????CCAAGTTACCCAGGGATAACAGCGCAAT  
CTTCTTTTA???????GAGTTCCTATCGACAGGAAGGTT?TACGACCTCGATGTTGGAT  
CCGGAT?ACCCAAATGGTG

***Najash rionegrina***

??  
??  
??  
??  
?????

***Dinilysia patagonica***

??  
??

??  
??  
?????

***Pachyrhachis problematicus***

??  
??  
??  
??  
?????

***Haasiophis terrasanctus***

??  
??  
??  
??  
?????

***Eupodophis descouensi***

??  
??  
??  
??  
?????

***Wonambi naracoortensis***

??  
??  
??  
??  
?????

***Yurlunggur* sp**

??  
??  
??  
??  
?????

***Taxón A***

??  
??  
??  
??  
?????

***Taxón B***

??  
??  
??  
??  
?????

***Leptotyphlops humilis***

CATGAAAGTCAAACGTCTCTCTTTTAGCCCATCAGTGAAA??CTGATCCTTACAGT??CC  
AAAAGCTGTAATAAATCTATAAGACGAGAAGACCCTGTGAAACTTCAAGAAACCCCA  
CACACTCAAAACTCGGGGGTACTTT?CGGTTGGGGCAACCTCGGAAATAAACCAAAC  
TTCCAAATAAGAATGGCCTAATAAGCCAACCTCACCC?AGGCCAACACGCCTC?ACAC  
ATGACCCAG??TAAAACTGATAAATGAA?????CCAAGCTACTCCAGGGATAACAGCGC  
CATCTTCTTCAA??????GAGCCCATATCAAAAAGAAGGTT??TACGACCTCGATGTTG  
GATCAGGAC??ACCCAAGTGGCGC

***Typhlops jamaicensis***

CATGAGAATCTAACTGTCTCCTGTAACCAATTTATAAAAA??CTGATCTTCCAGT??CC  
AAAAGCTGGAATACACTTATAAGACGAGAAGACCCTGTGAAGCTTAAAAAATCCTAT  
?T?A?AACCTAGTAATAGGTATTT?TAGTTGGGGCAACTTTGGAAAATAATTTAACTT  
CCAAAAATAAAACAATATTACACC????AA????GACCTACAAGTCAA?T?TAAGACCC

AG??TATAACTGATAAGTGGA?????CCAAGTTACTCCAGGGATAACAGCGCAATCTTC  
TTCAA???????GAGCCCATATCAAAAAGGAAGGTT??TACGACCTCGATGTTGGATCAGG  
AC??ACCCAAATGGGCGC

***Liotyphlops albirostris***

AATGAGGGCCGAAGTGTCTCTTGTAGTCAATTAATAAAA??CTGATCCTTCAGT???AA  
AAAAGCTGAAATACCACTATAAGACGAGAAGACCCCGCGAANNTTCAGGGGGGGGG  
CCACA?ACCCCTTGGCCCCGACCTT?CGGTTGGGGCAACCTCGGAAACAAACCAAA  
CTCCCGAAACCAAGCCAAAGCCACAA?????????AGGCCAACGCGCCAT??CATACG  
ACCCAGC?AGCAGCTGACCACTGAA?????ACAAGTTACTCCGGGGGTAACAGCGCTA  
TCCTCTTTTA???????GAGCCCATATCAAAAAGAGGGCT??TACGACCTCGATGTTGGA  
TCAGGAC??ACCCCAATGGGCGC

***Anilius scytale***

CATGAGAATCAAAGTGTCTCTTGTAAATAAATCAATTAAA??CTGATCTTCCAGT???AC  
AAAAGCTGGAATACCCATATAAGACCAGAAGACCCTGTGAAGCTTAAACTAAATCAT  
??TA?AAACAAATAATGACTACTTT?CAGTTGGGGCGACTTTGGAAAAAACAACACTT  
CCAAACACCAA?TGAGCAATCCCTCATATAATGC??AGGCCAACAGCCTTAATAC??G  
ACCCAG??TCTAACTGACAATTGAA?????CCAAGTTACTCCAGGGATAACAGCGCTAT  
CTTCTTCAA???????GAGCCCATATCAAAAAGAAGGTT??TACGACCTCGATGTTGGAT  
CAGGAC??ACCCAAATGGTGT

***Anomochilus leonardi***

TATGAGGGTCAAAGTGTCTCTTGTAAATCTCTCAATTAAA??CTGATCTCCTAGT???AC  
AAAAGCTAGAAATAAATATATAAGACCAGAAGACCCTGTGAAGCTTAAACTAACCCTAT  
?TA?AATCAAATAATGGCCACTTT?CGGTTGGGGCGACCTTGGAACAAAACAATCTT  
CCAAACAATAAATGAGCCCTCCCTCATAAAACC??AGGCCAACAGCCATAATAC??G  
ACCCAG??TCATACTGACCAATGAA?????CCAAGTTACTCCAGGGATAACAGCGCCAT  
CTTCTTCAA???????GAGCCCATATCAAAAAGAAGGCT??TACGACCTCGATGTTGGAT  
CAGGAC??ACCCCAATGGTGC

***Cylindrophis ruffus***

CATGAGAGTCAGACTGTCTCTTGTAAATTACTCAATTAAA??CTGATCTCCTAGT???AC  
AAAAGCCAGGATAAACATATAAGACCAGAAGACCCTGTGAAGCTTAAACTAACCCTGT  
??TA?AACCCAATAACGGCCACTTT?CGGTTGGGGCGACCTTGGAACAAAACAACACTT  
CCAAACAATA??CTGATAC??CCTCACATCC????AGGCCAACAGCCACTACACC?GAC  
CCAG??TCTCACTGATCGATGAA?????CCAAGTTACTCCAGGGATAACAGCGCTATCT  
TCTTCAA???????GAGCCCATATCAAAAAGAAGGTT??TACGACCTCGATGTTGGATCA  
GGAC??ACCCCAATGGTGC

***Uropeltis melanogaster***

??  
??  
??  
??  
?????

***Xenopeltis unicolor***

CATGAGAGTTGAACTGTCTCTTGTAAATAAATCAATAAAA??CTGATCTCCTAGT???CC  
AAAAGCTAGAAATACCCATATAAGACCAGAAGACCCTGTGAAGCTTAAACTAACCCTGC  
ATTA?AACCAATTAACAGGTACTTT?CAGTTGGGGCGACTTTGGAACAAAACAACACT  
TCCAAACACCA??TGAGCCTTACCTCATACCT????AGGCCGACAAGCCATTATAA??GA  
CCCAG??TCTTACTGATTAATGAA?????CCAAGTTACTCCAGGGATAACAGCGCTATC  
TTCTTCAA???????GAGCCCATATCAAAAAGAAGGTT??TACGACCTCGATGTTGGATC  
AGGAC??ACCCTAATGGTGC

***Loxocemus bicolor***

TATGAGANTNGAACNNTCTCTTGTAAATAAGTCAATTAAA??CTGATNTTNTAGT???A  
CAAAAGCTAGAAATAAGATATAAGACCAGAAGACCCTGTGAAGNTTAAACTACTCTA  
T?TTA?AACCTATTAATAGATACTTT?CAGTTGGGGCGACTTTGGAACAAAAAACAACACT  
TCCAAATACTACGAACTATAACTCGTATTAAA?????GGTTAACAAACCAC??TATAAGA  
CCCAG??TATTACTGATTATTGAA?????CCAAGTTACTCCAGGGATAACAGCGCCATC  
TTCTTCAA???????GAGCCCATATCAAAAAGAAGGTT??TACGACCTCGATGTTGGATC  
AGGAC??ACCCAAATGGTGC

***Python molurus***

CATGAGAGTCAAACGTCTCTTGTAAATCAATTAAA??CTGATCTTTCAGT???AC  
AAAAGCTGAAATACCCATATAAGACCAGAAGACCCTGTGAAGCTTAACTAACCTAT?  
?TA?AACCTATTAATAACTACTTT?CAGTTGGGGCGACTTTGGAACAAAACAGAAGCTT  
CAAACAACA??TGAGCTATTCTCATAACACA???GGCCAACAAGCCAC??TACAAGAC  
CCAG??TAACACTGACAATTGAA?????CCAAGTTACTCCAGGGATAACAGCGCCATCT  
TCTTTAA???????GAGCCCATATCAAAAAGAAGGTT??TACGACCTCGATGTTGGATCA  
GGAC??ACCCAAATGGTG

***Boa constrictor***

CATGAGAGCCAAACGTCTCTTATAATAAATCAATTAAA??CTGATCTTCTAGT???AC  
AAAAGCTAGATAAATACTATATAAGACCAGAAGACCCTGTGAAGCTTAACTAACTAT?  
?TA?AACCTACTAATAGCTAATTT?CGGTTGGGGCGACCTTGGAACAAAACAAAACCTT  
CCAAACAAAA??TGAGCCTTACCTCATAACCATA??GGCCAACAAGCCAACCAAC??GA  
CCCAG??TATAACTGATCACTGAA?????CCAAGTTACTCCAGGGATAACAGCGCTATC  
TTCTTCAA???????GAGCCCATATCAAAAAGAAGGTT??TACGACCTCGATGTTGGATC  
AGGAC??ACCCAAATGGTG

***Eryx miliaris***

CATGAGAGCCAAACGTCTCTTGTAAACCAATCAATTAAA??CTGATCTTCTAGT???AC  
AAAAGCTAGATAAATACTATATAAGACCAGAAGACCCTGTGAAGCTTAACTAACCTAC  
??TA?AACAACTAGTAGCTACTTT?CGGTTGGGGCGACCTTGGAACAAAACAAAACCTT  
CCAAACACAA??TGAGCCATCCCTCATAACCACC??AGGCCAAACAAGCCAACATAT??G  
ACCCAG??TAACACTGATAACTGAA?????CCAAGTTACTCCAGGGATAACAGCGCTAT  
CTTCTTCAA???????GAGCCCTTATCAAAAAGAAGGTT??TACGACCTCGATGTTGGAT  
CAGGAC??ACCCAGGTGGTG

***Lichanura trivirgata***

CATGAGAGCCAAACGTCTCTTGTAAATCAGTCAATTAAA??CTGATCTCCTAGT???AC  
AAAAGCTAGTATGACCATATAAGACCAGAAGACCCTGTGAAGCTTAACTAACTGT  
??TA?AAACCACTAACAGCCACTTT?CGGTTGGGGCGACCTTGGAACAAAACAAAACCTT  
CCAAAACCA??TGAGCACTACCTCATAACAC??C??AGGCCAAACAAGCCACCTTAT??GA  
CCCAG??CA?CGCTGATAAATGAA?????CCAAGTTACTCCAGGGATAACAGCGCCATC  
TTCTTCAA???????GAGCCCATATCAAAAAGAAGGTT??TACGACCTCGATGTTGGATC  
AGGAC??ACCCAAATGGTG

***Ungaliophis continentalis***

CATGAGAGCCAAACGTCTCTTGTAAATAAATCAATTAAA??CTGATCCCCTAGT???AC  
AAAAGCTAGATAAATAATATATAAGACCAGAAGACCCTGTGAAGCTTAACTAACCTGT?  
?TA?AACCAACTAACAGCTACTTT?AGGTTGGGGCGACCTTGGAACAAAACAAAACCTT  
CCAAATACCA??TAAGCCATACCTTATATAC????AGGCCACAAGCCTCTATAT??GAC  
CCAG??TACTACTGATAACTGAA?????CCAAGTTACTCCAGGGATAACAGCGCTATCT  
TCTTCAA???????GAGCCCATATCAAAAAGAAGGTT??TACGACCTCGATGTTGGATCA  
GGAC??ACCCAAATGGTG

***Exiliboa placata***

??  
??  
??  
??  
?????

***Casarea dussumieri***

CATGAGAGTCAAACGTCTCTTGTAAATCAATCAATTAAA??CTGATCTCCAGT???TC  
AAAAGCTGGAATTACCATATAAGACCAGAAGACCCTGTGAAGCTTAACTTAACTAT?  
?TA?AATCCAATAATAGCCACTTT?CAGTTGGGGCGACTTTGGAACAAAAAGAACTT  
CCAAAACCA??TGAGCCTTCCCTCATAACACCA??AGGCCAACACGCCATATCAC??G  
ACCCAG??TAAACTGATAAATGAA?????CCAAGTTACTCCAGGGATAACAGCGCTAT  
CTTCTTCAA???????GAGCCCATATCAAAAAGAAGGTT??TACGACCTCGATGTTGGAT  
CAGGAC??ACCCCAATGGTG

***Tropidophis haetianus***

CATGAGAGTCAGACTGTCTCTTGTAAATGAATCTATTAAA??CTGATCTTCTAGT???TC  
AAAAGCTAGCATATTTCATATAAGACCAGAAGACCCTGTGAAGCTTAACTAACCCCC?  
?TA?AAACAACCTAGGAGGTACTTT?CAGTTGGGGCGACTATGGAACAAAATTAACCTT

CCAA?TAACA??CGACA?C??ATTTCGCAATA????AGGCACACATGCCACTATAC??GACC  
CAG??TCTTACTGACTAACGAA?????ACAAGTTACTCCAGGGATAACAGCGCTATCTT  
CTTCAA???????GAGCCCATATCAAAAAGAAGGTT??TACGACCTCGATGTTGGATCAG  
GAC??ACCCAAATGGTG

***Trachyboa boulengeri***

CATGAGAGTCAGACTGTCTCTTGTAAATAAGTCTATTAAA??CTGATCTTCTAGT????CC  
AAAAGCTAGAATAAACCCCTATAAGACCAGAAGACCCTGTGAAGCTTAACTAACTTC?  
?TA?AAACCACTAGAACTACTTT?CAGTTGGGGCGACTATGGAACAAAAACAACTT  
CCAA?CAATA??TGATAAT?ACTCATAACA????AGGCACACAAGCCTCCACAC??GACC  
CAG??TCTAACTGACTAACGAA?????ACAAGTTACTCCAGGGATAACAGCGCTATCTT  
CTTCAA???????GAGCCCATATCAAAAAGAAGGTT??TACGACCTCGATGTTGGATCAG  
GAC??ACCCAAATGGTG

***Acrochordus granulatus***

CATGAGAGCCCAACTGTCTCTTGTAAATCAACCAATTAAA??CTGATCTCCCAGT????AC  
AAAAGCTGGGATACACATATAAGACCAGAAGACCCTGTGAAGCTTTAACTAAACCTC  
??TA?ACCCGTCTAGAGACTAATTT?AGGTTGGGGCGACCTCGGAATAAAAAACAACTT  
CCNN??NNNN?NNACCTCACTT????ACACA???GGCCACAAAGCCAC??AACACGACC  
CAG??TATAACTGATAACTGAA?????CCAAGTTACTCCAGGGATAACAGCGCTATCTT  
CTTCAA???????GAGCCCATATCAAAAAGAAGGTT??TACGACCTCGATGTTGGATCAG  
GAC??ACCCAGATGGTG

***Xenodermus javanicus***

AATGAGAGCTCCACTGTCTCCTGTAAATCCATCAATAAAAA??CTGATCTCCCAGT????CC  
AAAAGCTAGGATAAACCCATAAGACCAGAAGACCCTGTGAAGCTTCAATTAACCCAT  
??TA?ACCCCATTAATAGCTACTTT?CGGTTGGGGCGACCTTGGAATAAAAAAGAACTT  
CCAA??ACCA?TGACCTAACTTCATCCACATA???GGCCACAAAGCCAC??TATA?GAC  
CCAG??ATTTCTGATTACTGAA?????CCAAGTTACTCCAGGGATAACAGCGCCATCTT  
CTTCAA???????GAGCCCATATCAAAAAGAAGGTT??TACGACCTCGATGTTGGATCAG  
GAC??ACCCAAGTAGTG

***Bitis arietans***

TATGAGAGCCTAACTGTCTCTTATAACAAATCAATTAAA??CTGATCTCCCAGT????AC  
AAAAGCTGGGATACCCACATAAGACCAGAAGACCCTGTGAAGCTTTAACTAACCTAT  
??TA?AACCTCATAATAGCTAGTTT?CGGTTGGGGCGACCTTGGAATAAAAAAGAACTT  
CCAA??AAAA?CATGACCTTCCTCATATAAAAA???GGCGGACAGGCCAC??AATTAGAC  
CCAG??AACTTCTGATAAATGAA?????CCAAGTTACTCCAGGGATAACAGCGCTATCT  
TCTTTAA???????GAGCCCATATCAAAAAGAAGGTT??TACGACCTCGATGTTGGATCA  
GGAC??ATCCTAGCAATGC

***Parias sumatranus***

AATGAGAATCCAACGTCTCTTATAATAAATCAATAAAAA??CTGATCTCCTAGT????AA  
AAAAGCTAGAATAACCAACATAAGACCAGAAGACCCTGTGAAGCTTTAACTAACCCAT  
??TA?AATCAAATAATGATTACTTT?CGGTTGGGGCGACCTTGGAATAAAAAAGAACTT  
CCAA??CATA?TGAC?CTATCATAAAAC??AA???GGCAAACAAGCCAA??TACTAGACC  
CAGT?CATAACTGATAATTGAA?????ATAAGTTACTCCAGGGATAACAGCGCTATCTT  
CTTCAA???????GAGCCCATATCAAAAAGAAGGTT??TACGACCTCGATGTTGGATCAG  
GAC??ATCCCAGTAATGC

***Agkistrodon contortrix***

AATGAGAGCCCAACTGTCTCTTATAACAAATCAATTAAA??CTGATCTCCTAGT????AC  
AAAAGCTAGTATATTATCATAAGACCAGAAGACCCTGTGAAGCTTTAACTAACCTAT?  
?TA?ACCCTACTAATAACTACTTT?CGGTTGGGGCGACCTTGGAATAAAAAAGAACTT  
CCAA??TATA?TGAC??TTCCT?ATAAACAA???GGCAAACAAGCCAA??TATTAGACCC  
AG??CATAGCTGATAATTGAA?????ACAAGTTACTCCAGGGATAACAGCGCTATCTT  
TTTAA???????GAGCCCATATCAAAAAGAAGGTT??TACGACCTCGATGTTGGATCAGG  
AC??ATCCCAGTAATGC

***Crotalus durissus***

AATGAGAGCCCAACTGTCTCTTATAATAGATCAATTAAA??CTGATCTCCTAGT????AC  
AAAAGCTAGAATATCAACATAAGACCAGAAGACCCTGTGAAGCTTTAACTAACCTAT?  
?TA?AACCAAATAATAACTACTTT?CGGTTGGGGCGACCTTGGAATAAAAAAGAACTT  
CCAA??TATA?TGAC??TTCCTCATAAAACA???GGCAAACAAGCCAA??TACCAGACC  
CAG??CACAGCTGATAATTGAA?????ACAAGTTACTCCAGGGATAACAGCGCTATCTT

CTTCAA???????GAGCCCATATCAAAAAGAAGGTT??TACAACCTCGATGTTGGATCAG  
GAC??ATCCAAGTAATGC

***Bothrops alternatus***

AATGAGGGCCCAACTGTCTCTTATAACAAATCAATTAAA??CTGATCTCCTAGT???AC  
AAAAGCTAGATAATAACATAAGACCAGAAGACCCTGTGAAGCTTTAACTAACCTAT?  
?TA?AACCCAATAATAACTACTTT?TGGTTGGGGCGACCTTGGAATAAAAAAGAAGCTT  
CCAA??CCTA?TGACTCCCTCATAAAATT?AA??GCGAACAAGCCAA??CACTAGAC  
CCAG??CACAGCTGACAATTGAA?????ACAAGTCACTCCAGGGATAACAGCGCTATCT  
TCTTTAA???????GAGCCCATATCAAAAAGAAGGTT??TACGACCTCGATGTTGGATCA  
GGAC??ACTCCAGTAGTGC

***Azemiops feae***

AATGAGGGTCCAACGTCTCTTATAATACATCAATTAAA??CTGATCTTCTAGT???AC  
AAAAGCTAGATAACTAACATAAGACCAGAAGACCCTGTGAAGCTTTAACTAACTAT?  
?TA?AACCCTTAATAACTACTTT?CGGTTGGGGCGACCTTGGAATAAAAAAGAAGCTT  
CCAA??ATAT?CAACA????TTACATTAAA??GCGAGACAAGCCCA??CATAAGACCC  
AG??CATAGCTGACAATTGAA????CCAAGTTACTCCAGGGATAACAGCGCTATCTTC  
TTCAA???????GAGCCCATATCAAAAAGAAGGTT??TACGACCTCGATGTTGGATCAGG  
AC??ATCCTAGCAATGC

***Atractaspis sp***

AATGAGGGCCTAACTGTCTCTTATAATAAATCAATTAAA??CTGATCTCCCAGT???TA  
AAAAGCTGGAATATTAACATAAGACCAGAAGACCCTGTGAAGCTTAACTAACTAT?  
?TA?AACCATAATAACTCCTTT?CGGTTGGGGCGACCTTGGAATAAAAAATAACTT  
CCAAACATAAT?GAAAATTAAATCATTAACACAA??GGCTGACAAGCCA??AACTAGA  
CCCAG??CACAGCTGATTATTGAA????CCAAGTTACTCCAGGGATAACAGCGCCATC  
CTCTTCAA???????GAGCCCATATCAAAAAGAGGGTT??TACGACCTCGATGTTGGATC  
AGGAC??ATCCTAATGGTGC

***Bungarus fasciatus***

AATGAGGGTCTAACTGTCTCTTATAGTAAATCAATTAAA??CTGATCTCCCAGT???CC  
AAAAGCTGGAATATAATCATAAGACCAGAAGACCCTGTGAAGCTTAACTAACTAT?  
?TA?AAACCAATAATAACTACTTT?CGGTTGGGGCGACCTTGGAACAAAAAGAAGCTT  
CCAAAAATAGA?ATGCATACCA?TTTTACCCA??GGCTGACAAGCCTAC?TTAACGA  
CCCAG??ACAACTGATAATTGAA????CCAAGTTACTCCAGGGATAACAGCGCTATC  
TTCTTCAA???????GAGCCCATATCAAAAAGAAGGTT??TACGACCTCGATGTTGGATC  
AGGAC??ATCCTAATGGTGC

***Dendroaspis polylepis***

??  
??  
??  
??  
?????

***Naja nivea***

AACGAGGGTCTAACTGTCTCTTATAGTGAATCAATTAAA??CTGATCTCCCAGT???CC  
AAAAGCTGGGATACTAACATAAGACCAGAAGACCCTGTGAAGCTTAACTAACTAT?  
??TA?AACCAACTGATAGCTCCTTT?CGGTTGGGGCGACCTTGGAATAAAAAAGAAGCTT  
CCAAACAC?AC?TGATTCTAAACCCACCACCCA??GCGCAACAAGCCTA??ACAACGA  
CCCAG??CATAGCTGATAACTGAG????CCAAGTTACTCCAGGGATAACAGCGCTATC  
TTCTTCAA???????GAGCCCATATCAAAAAGAAGGTT??TACGACCTCGATGTTGGATC  
AGGAC??ATCCTAATGGTGC

***Cacophis squamulosus***

AATGAGGGTCTAACTGTCTCTTTTAGTAAATCAATTAAA??CTGATCCCCTAGT???CC  
AAAAGCTAGGATACCAACATAAGACCAGAAGACCCTGTGAAGCTTTAACTAACTAT?  
??TA?AACCCCATATAACTCCTTT?CGGTTGGGGCGACCTTGGAATAAAAA?GAAGCTT  
CCAAATACACA?ACACACAC????TTCACTCA??GCGCAACAAGCCTA??TCAACGACC  
CAG??CACAGCTGATAATTGAA????CCAAGTTACTCCAGGGATAACAGCGCTATCTT  
CTTCAA???????GAGCCCATATCAAAAAGAAGGTT??TACGACCTCGATGTTGGATCAG  
GAC??ATCCTAATGGTGC

***Micrurus fulvius***

??

??  
??  
??  
?????

***Lycophidion capense***

AATGAGGGCCTATCTGTCTCTTATAGCAAATCAATTAAA??CTGATCTCCCAGT???CC  
AAAAGCTGGGATATGTACATAAGACGAGAAGACCCTGTGAAGCTTAAACTAAACTAT  
??TA?AACCCAATAATAGCTACTTT?CGGTTGGGGCGACCTTGGAACAAAAAAGAACTT  
CCAAAC?TAGT?GACCTACCTCACACCAATTCAAACAGGCTGACAGGCCAT??AACATG  
ACCCAG??CTTAGCTGATAATTGAA?????CCAAGTTACTCCAGGGATAACAGCGCCAT  
CTTCTTCAA???????GAGCCCATATCAAAAAGAAGGTT??TACGACCTCGATGTTGGAT  
CAGGAC??ATCCTAATGGTGC

***Macrelaps microlepidotus***

AATGAGGGCCTAACTGTCTCTTATAATAAATCAATTAAA??CTGATCTCCCAGT???CC  
AAAAGCTGGGATGTAAACATAAGACCAGAAGACCCTGTGAAGCTTAAACTAAACTAT  
??TA?AAACACATAATAGCTCCTTT?CGGTTGGGGCGACCTTGGAACAAAAAAGAACTT  
CCAAACACCAA?CGACACTACCTCGCGCACAAAC???GGCCAACAAGCCAA??AAATCG  
ACCCAG??CATAGCTGACAATTGAA?????CCAAGTTACTCCAGGGATAACAGCGCTAT  
CTTCCTCAA???????GAGCCCATATCAAAAAGAAGGTT??TACGACCTCGATGTTGGAT  
CAGGAC??ATCCTAATGGTGC

***Mehelya capensis***

AATGAGGATCTAACTGTCTCTTATAGTAAGTCAATTAAA??CTGATCTCCCAGT???CC  
AAAAGCTGGAATATAAACATAAGACCAGAAGACCCTGTGAAGCTTAAACTAAACTAT  
??TA?AATCGCATAATACCTCCTTT?CGGTTGGGGCGACCTTGGAACAAAAAAGAACTT  
CCACATACAT??AACATTCA??CAACAACACA???GGCAAACAAGCCA??AAAAAGACC  
CAG??CACAGCTGATTATTGAA?????CCAAGTTACTCCAGGGATAACAGCGCCATCTT  
CTTCAA???????GAGCCCATATCAAAAAGAAGGTT??TACGACCTCGATGTTGGATCAG  
GAC??ATCCTAATGGTGC

***Nerodia rhombifer***

AATGAGGGTTTAACTGTCTCTTATAATAAGTCTATTAAA??CTGATCTCCTAGT???AA  
AAAAGCTAGAATGTCCCCATAAGACCAGAAGACCCTGTGAAGCTTAAACTAAACTAT  
??TA?AACCCAATAATAACTACTTT?CGGTTGGGGCGACCTTGGAACAAAAAATAACTT  
CCAA?TATATG?TGATAC??ACCACAC??CCAC?TAGGCCCAAGCCAATTAAT??GAC  
CCAG??TACTACTGATAATAGAA?????CAAAGTTACTCCAGGGATAACAGCGCTATCT  
TCTTCAA???????GAGCCCATATCAAAAAGAAGGTT??TACGACCTCGATGTTGGATCA  
GGAC??ATCCTAATGGTGC

***Natrix natrix***

AATGAGGGTTTAACTGTCTCTTATAATTAATCTATTAAA??CTGATCTCCCAGT???AA  
AAAAGCTGGGATACCCACATAAGACCAGAAGACCCTGTGAAGCTTAAACTAAACTAT  
??TA?AACCCAATAATAACTACTTT?CGGTTGGGGCGACCTTGGAACAAAAAACAACCTT  
CCAAATATACG?TGTTAC??ACCACA?????AT?AAGGCTAACAAGCCAATAAAC??GACC  
CAG??TATAGCTGATAATTGAA?????CAAAGTTACTCCAGGGATAACAGCGCTATCTT  
CTTCAA???????GAGCCCATATCAAAAAGAAGGTT??TACGACCTCGATGTTGGATCAG  
GAC??ATCCTAATGGTGC

***Diadophis punctatus***

AATGAGGGTCTAACTGTCTCTTATAATAAATCAATTAAA??CTGATCTCCTAGT???AA  
AAAAGCTAGAATAACCACATAAGACCAGAAGACCCTGTGAAGCTTAAACTAAACTAT  
??TA?AACCAAATAATAGCTACTTT?CGGTTGGGGCGACCTTGGAACAAAAAAGAACTT  
CCAAATAA?CA?TGACTATAACCCATACC??TT?TAGGCCCAAGCCTCTAA??ATGAC  
CCAG??TATAACTGATAACTGAA?????CAAAGTTACTCCAGGGATAACAGCGCCATCT  
TCTTCAA???????GAGCCCATATCAAAAAGAAGGTT??TACGACCTCGATGTTGGATCA  
GGAC??ATCCTAATGGTGT

***Lampropeltis getula***

??  
??  
??  
??  
?????



***Philodryas baroni***

AATGAGGGTTTAACTGTCTCTTATAGTAAATCAATTAAA??CTGATCTTCCAGT??AA  
AAAAGCTAGAATGCCCCCATAAGACCAGAAGACCCTGTGAAGCTTAAACTAAACTAT  
??TA?AACCCTATAATAGCTACTTT?CGGTTGGGGCGACCTTGGAAGAAAAAGAACTT  
CCAAACACATG?TGACCATA?ATCACACTACCAT?TAGGCCACACAAGCCTACGACCA?G  
ACCCAG??CACAGCTGACAATTGAA?????CCAAGTTACTCCAGGGATAACAGCGCCAT  
CTTCTTCAA?????GAGTCCATATCAAAAAGAAGGTT??TACGACCTCGATGTTGGAT  
CAGGAC??ATCCTAATGGTGC

***Leptodeira annulata***

AATGAGGGTCTATCTGTCTCTTATAATGAATCAATTAAA??CTGATCTCCTAGT??AA  
AAAAGCTAGAATTCTATCATAAGACCAGAAGACCCTGTGAAGCTTAAACTAAAATAT?  
?TA?AACCCTTAATATATACTTT?TGGTTGGGGCGGCCTTGGAAGAAAAAGAACTT  
CCAAACA?CA?TGACTATA?CTCATACCAAACA?TAGGCCACACAAGCCTTTTATTATGA  
CCCAG??TATAACTGATAACTGAA?????CAAAGTTACTCCAGGGATAACAGCGCCATC  
TTCTTCAA?????GAGTCCATATCAAAAAGAAGGTT??TACGACCTCGATGTTGGATC  
AGGAC??ATCCTAATGGTGC

***Citocromo b (Cytb)***

***Mosasaurus hoffmanni***

??  
??  
??

***Lanthanotus borneensis***

??  
??  
??

***Dibamus novaeguineae***

??  
??  
??

***Amphisbaena alba***

??  
??  
??

***Najash rionegrina***

??  
??  
??

***Dinilysia patagonica***

??  
??  
??

***Pachyrhachis problematicus***

??  
??  
??

***Haasiophis terrasanctus***

??  
??  
??

***Eupodophis descouensi***

??  
??  
??

***Wonambi naracoortensis***

??  
??  
??

***Yurlungur sp***

??  
??  
??

***Taxón A***

??  
??  
??

***Taxón B***

??  
??  
??

***Leptotyphlops humilis***

ACTGGGCTATTCTAGCCATACACTACAAGGCAGACATCAATCTGGCATTTCATCA  
ATCATTACATCCGCCAAAACGTAACCTCAGGATGACTAATCCAAAGCCTACACGCC  
AACGGAGCCTCAATATTCCTTCATCTGCATCTACATCCACGTAGCACGAGGCCTATAC  
TACGGATCATACACATACAAAAAACATGAATAACAGGAACCCTAATCCTCCTAACA  
ACAATAATAACAGCCTTCATAGGCTACGTCTACCT

***Typhlops jamaicensis***

??  
??  
??

***Liotyphlops albirostris***

ACAGGCCTATTACTAGCCACACACTACACAGCAGACATCACCACAGCATTCTCATCA  
ATCGTACACATCTGCCGAGACGTGCAACTAGGCTGATTAATCCGAAGCCTGCATGCA  
AACGGGGCCTCCCTATTCTTCATCTGCCTATACCTCCACATCGCCCGAGGTATATAC  
TACGGGTCCTATCTATTCAAATCCACTTGACTAGTTGGAACCACAACCCTCCTACTAA  
CAATAGCAACTGCATTCATGGGATACGTTCTCCCA

***Anilius scytale***

ACGGGCTTCTTCCTAGCAATACATTACACAGCAAATATTACTCTAGCCTTCTCATCAA  
TTGTCCACATTGTACGAGATGTCCCATACGGCTGACTCATACAAAATCTACATGCCA  
TCGGAGCTTCAATATTCTTCGCTTGATCTATATCCACGTGGCAGGTGGACTATACTA  
CGGCTCATACATATACAAAAAACCTGATCTTCCGGTATCATAATCCTACTCACTCTC  
ATAGCTACAGCTTCTTCGGATATGTCTTCCC

***Anomochilus leonardi***

??  
??  
??

***Cylindrophis ruffus***

ACTGGGTTCTTCCTAGCCGTCCACTACACAGCAAACATTAACCTTAGCATTTCATCAA  
TCATCCACATCTCCCGAGATGTCCACATGGCTGAATAATACAAAACCTTCACGCCA  
TCGGGGCCTCCATATTCTTCATCTGCATCTACATCCACATCGCACGAGGCCTATACT  
ACGGCTCCTACCTTAACAAAGAGACCTGAATATCAGGCATCACCTACTTATTACATT  
AATAGCTACAGCCTTCTTCGGATATGTACTCCCG

***Uropeltis melanogaster***

??  
??  
??

***Xenopeltis unicolor***

ACCGGATTTTTCTAGCCGTCCACTATACAGCCAACATCAACCTAGCATTCTCATCAA  
TTGTGCATATCACACGAGACGTCCCTACGGCTGAATAATACAAAACATTCATGCAA  
TCGGAGCATCCCTATTCTTTATCTGCATTTACATTACATCGCACGTGGACTATACTA  
TGGATCCTACCTTAACAAAGAAACCTGAATATCAGGCATCACACTTCTCATTACATTA  
ATAGCCACTGCCTTCTTCGGATATGTCTTCCC

***Loxocemus bicolor***

ACTGGCTTTTTCTAGCTGTCCACTACACAGCAAACATTAACCTAGCATTCTCATCCA  
TCGTACATATAATCCGAGACGTCCCATATGGATGAATAATACAAAATCTACATGCTAT  
CGGAGCATCCATATTCTTCATCTGCATTTACATTCACATCGCACGCGGACTATACTAT  
GGCTCCTATATAAAACAAAAAACATGAATATCAGGAATTACCCTCCTCATTACATTAA  
TAGCAACCGCCTTCTTTGGTTATATTCTACCA

***Python molurus***

ACCGGATTCTTCCTAGCCATCCACTACACAGCAAACATCAACCTAGCATTCTCATCTA  
TCATTACATCACCCGCGATGTTCCATACGGGTGAATAATACAAAACCTACACGCCA  
TCGGCGCATCCATATTCTTTATTTGCATCTACATTCACATCGCACGAGGACTATACTA  
CGGCTCCTATCTAAATAAAGAAACCTGAATATCCGGAATTACACTACTCATCACACTC  
ATAGCAACCGCCTTCTTCGGATATGTCCTCCCA

***Boa constrictor***

ACAGGATTCTTCTTAGCAGTACATTACACAGCAAACATTAACCTAGCCTTCTCATCCA  
TCGTACATATCATACGAGACGTACCATACGGGTGAATAGTACAAAACCTCCACGCCA  
TAGGAGCCTCAATATTCTTCATCTGCATCTACATCCACATCGCACGTGGACTTTACTA  
TGGATCCTACCTCAACAAAGAAACCTGGTTGTCAGGAACCACATTACTAATCATACT  
AATAGCAACCGCATTCTTTGGTTATGTTTTACCA

***Eryx miliaris***

ACAGGATTCTTCCTAGCCGTACACTACACAGCTAACATTAACCTAGCATTCTCATCTA  
TCGTACACATCACCCGAGACGTCCCATACGGGTGAATAATACAAAACCTTACACGCCA  
TCGGCGCATCAATATTCTTCATCTGCATTTACATCCACATCGCACGCGGACTATACTA  
TGGGTCATACCTAAATAAAAAGACCTGACTATCAGGAACAACCCTATTAATCATATTA  
ATAGCAACCGCTTTTTTTTGGTTATGTCCTTCCA

***Lichanura trivirgata***

ACAGGCTTCTTTCTAGCCGTACACTACACAGCTAACATCGACTTAGCCTTCTCATCCA  
TCGTACACATCACTCGAGATGTGCCATACGGGTGAATAATACAAAACCTTACACGCCA  
TCGGCGCATCAATATTCTTCGCATGTATTTACATCCACATCGCACGAGGCCTATACTA  
CGGATCATACTAAACAAAGAGACATGATTATCAGGAACCACCCTACTAATCACACT  
AATAGCAACCGCTTTTTTTTGGCTATATACTCCCA

***Ungaliophis continentalis***

ACTGGCTTCTTCTTAGCCGTACACTACACGGCCAATGTTGACTTAGCATTCTCATCTA  
TCATCCACATCACCCGTGATGTCCCCTATGGATGAATAATACAAAACCTTACACGCCA  
TCGGCGCTTCTATATTCTTCCTATGCATCTATACCCACATTGCACGAGGCCTATACTA  
CGGATCCTACCTAAACAAAGAGACCTGACTATCCGGCACCACCCTGCTCATCACACT  
TATGGCAACCGCCTTCTTTGGCTACGTACTCCCC

***Exiliboa placata***

ACTGGCTTCTTTTTTAGCCGTACACTACACAGCAAACACCAACCTGGCATTCTCATCTA  
TCGTACACATCATTCGAGACGTCCCCCACGGGTGAATAATACAAAACCTCCACGCTA  
TTGGCGCCTCAGTATTTTTTCGCATGCATCTATATTACATTGCACGAGGACTATACTA  
CGGATCCTACCTAAACAAAGAAACCTGACTCTCAGGTACAACCCTCCTCATCACACT  
AATAGCAACCGCNTTCTTCGGCTACATCCTACCC

***Casarea dussumieri***

ACAGGATTCTTCTTAGCCGTACACTACACAGCTAACACCAACCTAGCATTCTCATCTA  
TTATTACATCATACGAGATGTTCCATATGGCTGAATAATACAAAACACACATGCCAT  
CGGAGCCTCACTATTCTTTATCTGTATTTACATCCACATTGCACGAGGACTATACTAC  
GGCTCATACTTAAACAAAAAACCTGAATATCAGGCACAACCTCTACTAATTACACTAA  
TAGCAACAGCCTTCTTTGGATACATCCTACCC

***Tropidophis haetianus***

ACCGGGTTCTTCCTAGCAATACACTACACTGCTAACATCAACTTAGCCTTCAACTCTA  
TCGTTACATAACACGCGATATCCCATATGGCTGACTAATAACAAAACCTCCACGCCA  
TTGGCGCCTCAATATTCTTCATCTGCGCATATATTACATTGCACGAGGCGTATACTA  
CGGCTCATACATGTATAAAAGTACCTGAACCTCTGGTGTCGTCCTTCTCGTAACCCTT  
ATAGCAACAGCATTTTTTCGGCTACGTTCTGCCA

***Trachyboa boulengeri***

??

??  
??

***Acrochordus granulatus***

ACAGGATTCTTTCTAGCAATCCATTATACAGCTAACACAAACCTAGCCTTCTCATCAG  
TTATTCACATCTTACGTGATATCCCTAATGGATGGTGTCTTCAAAATCTACATTCAAT  
CGGAGCATCAATATTCTTCATTTGTATTTATATTACATTGCACGAGGACTTTACTTC  
GGATCTTATATAAAACAAAAAAGTATGAATATCAGGAATCCTACTCCTAACAATCCTTA  
TAGCCACCTCATTCTTTGGATATGTACTCCCG

***Xenodermus javanicus***

ACCGGATTTTTCTAGCACTACACTATACAGCCAACATCAACCTGGCCTTTTCTTCCA  
TTACTCACATTATCCGAGACATCCCTGGAGGCTGAATCCTCCAAAACCTCCACACCA  
TCGGCGCATCCATATTTTTTCATCTGCATTTACATTCAATTGGCCGAGGCATTTACTA  
CGGCTCCTTTATCAACAAAGGAGTCTGAATATCGGGTACCCTCTTCTCGTCACCCT  
TATAGNAACTGCCTTCTTTGGTTATATCCNCCCA

***Bitis arietans***

ACAGGATTCTTCCTAGCCATCCACTACACAGCCAACATTAACCTAGCCTTCTCATCCA  
TCATCCACATCACACGAGATGTACCCTACGGCTGAACCATACAAAACATACACGCCA  
TCGGGGCATCCATGTTTTTCATATGTATCTACATCCACATTGCACGAGGCCTCTACTA  
CGGCTCATATTTAAATAAAGAGGTCTGACTATCAGGCACCACCCTTATAATCCTACTC  
ATAGCTACCGCCTTCTTCGGCTACGTCCTCCCC

***Parias sumatranus***

ACCGGCTTTTTCTAGCAATCCACTACACAGCCAATATTAATCTAGCCTTCTCATCTA  
TTATCCACATCTCCCGAGATGTACCATACGGATGAATTATACAAAACACGCATGCCA  
TCGGAGCATCCCTATTCTTTATCTGCATTTACATTCAATTGCACGAGGACTTTATTA  
CNGCTCCTACCTGAATAAAGAAGTCTGACTCTCAGGCACCTCCCTNTTAATTATCCT  
AATAGCCACAGCCTTTTTTGGTTACGTCCTACCA

***Agkistrodon contortrix***

ACAGGCTTCTTCCTGGCAATCCACTATACAGCCAACATTAATTTAGCCTTTTCTCTA  
TCATCCACATCTCTCGAGATGTGCCATACGGCTGAATTATACAAAACACCCACGCTA  
TCGGCGCATCCCTATTCTTCATTTGCATTTACATCCACATCGCACGAGGAATTTACTA  
CGGTTCTTATCTAAATAAAGAGGTATGACTATCAGGCACCACCCTCCTAATCATTCTA  
ATAGCCACCGCCTTTTTTGGTTATGTCTTACCA

***Crotalus durissus***

ACCGGCTTCTTCTTGGCAATCCACTATACAGCCAACATTAATATAGCCTTTTCTCTCA  
TTGTACATATCTCACGAGACGTCCCCTACGGCTGAATTATACAAAACACACACGCCA  
TCGGCGCATCCATATTTTTTCATCTGCATCTACACCCACATTGCACGAGGTATCTACTA  
CGGCTCCTACCTAAATAAGGAAGTCTGATTATCGGGTACTACCCTCCTAATCATCCT  
AATAGCCACCGCCTTCTTTGGCTACGTACTACCA

***Bothrops alternatus***

ACCGGATTCTTCCTAGCAATCCACTACACAGCCAACATCAACTTAGCCTTTTCTCTCA  
TTATTCACCTCTCCCGAGACGTACCGTACGGCTGAATCATAAAAATACACATGCCA  
TCAGTGCATCCCTATTCTTCATCTGCATCTACATCCATATCGCCCGAGGCCTCTACTA  
CGGCTCCTACCTGAACAAAGAAGTTTGACTCTCAGGCACAACCCTTCTAATTATTCTA  
ATAGCCACTGCCTTCTTTGGCTATATCCTGCCC

***Azemiops feae***

ACAGGATTCTTCCTAGCAATCCACTATACAGCCAACATCAACCTAGCCTTTTCTATCCA  
TCATACACATCTCCCGAGATGTGCCTTACGGCTGAATCATGCAAAAACACACACGCTA  
TCGGAGCGTCCCTATTTTTTATCTGTATCTACATTACATCGCACGAGGCCTATATTA  
CGGATCCTACCTTAACAAAGAAGTTTGACTAACAGGAACCACCCTTTTAATCATTCTA  
ATAGCCACCGCCTTCTTCGGCTACGTCCTGCCA

***Atractaspis sp***

ACCGGTTTTTTCTAGCAATCCACTATACAGCCAACATTAATCTAGCTTTCTCTTCTA  
TTATTCACATCACCCGGGACATTCCTTATGGTTGAACCATACAAAACCTTCACGCAAT  
CGGCGCATCAATATTCTTTATCTGCATCTATATTACATCGCACGAGGAATTTATTAT  
GGCTCCTACCTAAATAAAGAAGTTTGACTATCAGGCGTTATCCTGCTAGCAACCCTA  
ATAGCAACAGCCTTCTTCGGCTATGTCTTCCA

***Bungarus fasciatus***

ACAGGATTCTTTTGTAGCAATTCATTACACAGCTAACATTAATCTAGCTTTCTCATCAG  
TAGTACATATTCTGCATGACGTGCCTTACGGATGAATCATAACAAACATTCATGCAAT  
TGGCGCATCCCTATTCTTTATTTGTATCTATATCCATATTGCACGAGGACTTTACTAC  
GGCCTTTATCTCAATAAAGAAGTATGGTTATCAGGGACCGCCCTACTAATCACCTT  
ATAGCAACAGCCTTTTTCGGTTACGTCCTTCCCT

***Dendroaspis polylepis***

ACCGGGTTCTTCCTAGCAATTCACTACACCGCCAACATCAATCTAGCTTTCTCCTCAG  
TAATCCACATCACACGTGATGTACCACATGGATGAATCATAACAAACCTTCATGCAA  
TCGGCGCATCCATATTCTTCATCTGCATTTACATCCACATTGCACGAGGCTCTACTA  
CGGGCTATACTTAAACAAAGAAGTATGATTATCAGGAACCGCTCTTCTAATTCTACTA  
ATAGCAACAGCCTTCTTCGGCTACGTACTCCCA

***Naja nivea***

ACTGGGTTCTTCCTCGCACTCCACTACACTGCTAACATTAACCTTAGCTTTTTTCATCCG  
TAATTCACATCACACGAGATGTGCCTTACGGGTGAATCATAACAAACCTTCACGCAA  
TCAGCGCATCCCTGTTCTTCGTCTGCATCTATATTTCATATTGCACGCGGCTATACTA  
CGGTCTTTACCTAAACAAAGAAGTATGGCTCTCAGGAACAGCCCTGCTGATTACCCT  
AATAGCAACAGCCTTCTTTGGGTACGTCCTTCCC

***Cacophis squamulosus***

ACCGGCTTCTTCCTGGCAATCCACTACACAGCCAACATCAACCTAGCATTCTCATCA  
GTAGTTCACATCCTACGAGATGTACCCTACGGATGAATCATAACAAACCTTCACGCA  
ACCGGCGCATCCATATTTTTTCATCTGCATCTATATTTCATATCGCACGCGGACTTTACT  
ACGGCTTATACTTAAACAAAAAAGTCTGACTATCAGGGACCACCCTTCTAATCATCCT  
TATAGCAACAGCTTTCTTTGGGTACGTACTGCC

***Micrurus fulvius***

ACCGGGTTTTTCTCCTAGCAATCCACTATACAGCTAACATCAATCTAGCCTTCTCATCTG  
TAGTCCACATCACACGAGACGTACCCTGTGGGTGAATTATACAAAACACCCACGCAA  
TTGGGGCATCCTTATTCTTCATCTGTATCTACATCCACATCGCACGCGGACTCTACTA  
CGGCCTATACTTAAACAAAAATGTTTGGCTGTCCGGGGTGACCTTACTAATAACCCT  
TATAGCGACCGCCTTCTTCGGTTATGTTCTTCCC

***Lycophidion capense***

ACCGGGTTCTTCCTAGCAATTCACTACACAGCCAATATCAATCTCTCGTTTTTCATCAA  
TTGTTTCATATCACACGAGATATTCCCTACGGGTGAATTATACAGAATACACATGCAAT  
CGGCGCATCCATATTCTTTATTTGCATCTACACCCATATCGCACGAGGATTATACTAT  
GGGTCTTACATAAACAAGAGGTTTGAATATCCGGAATCTCCCTATTAATCATTCTCA  
TAGCTACAGCCTTCTTTGGGTATGTTCTTCCA

***Macrelaps microlepidotus***

ACCGGGTTTTTCTCCTGGCAATCCATTATACAGCCAATATTAACCTTAGCCTTCTCATCCA  
TCATTTCATATCATAACGAGATGTCCCATACGGATGAATCATAACAAACCTTCACGCAAT  
AGGAGCATCAATATTCTTCATCTGCATCTACATCCACATTGCACGTGGACTTTATTAC  
GGGTTATACCTAAACAAAGAAGTCTGATTATCAGGGACAATCCTACTAATTATCCTTA  
TGGCAACCGCCTTCTTCGGCTACGTTCTGCCA

***Mehelya capensis***

??  
??  
??

***Nerodia rhombifer***

ACTGGGTTCTTCTAGCAATCCACTATACAGCCAACATTAATCTAGCCTTCTCATCCA  
TTGTCCACATCACACGCGACGTACCATATGGATGAATTATACAAAACACCCATGCAA  
TCGGTGCATCCATATTTTTTCATCTGTATCTATATCCACATTGCACGAGGACTTTACTA  
CGGCTCCTACCTCAACAAAGAGGTATGACTATCTGGAACCACCCTCCTAATTACCCT  
AATAGCCACAGCCTTCTTTGGGTATGTCCTCCCA

***Natrix natrix***

ACGGGTTTTCTTCCTAGCAATTCATTACACAGCCAATATCAACTTAGCCTTCTCGTCCA  
TCATTTCACATTACACGCGATGTACCCTACGGATGAATAATACAAAACACCCACGCAA  
TTGGCGCATCAATATTTTTTCATCTGCATCTACACCCACATCGCACGTGGACTTTACTA  
TGGCTCCTACCTAAACAAAGAAGTATGACTATCAGGAACCACCCTACTAATCATCCT  
CATAGCCACAGCATTCTTCGGCTACGTCCTCCCA

***Diadophis punctatus***

ACGGGGTTCTTCCTGGCAATCCACTATACAGCCAATATTAACCTCGCCTTCTCATCAA  
TCATTACATCACACGAGACGTCCCATGCGGCTGAATCATACAAAATCTACATGCAA  
CCGGCGCATCTATATTCTTTATTTGCATCTATATTACATTGCACGAGGACTTTACTA  
TGGTTCTTATCTTAATAAAGAAGTTTGACTATCAGGAACCACACTTCTAATTACCCTT  
ATAGCCACTGCTTTTTTCGGCTACGTCTACCA

***Lampropeltis getula***

ACCGGCTTCTTCCTAGCAATTCACTATACAGCCAATATTAATCTAGCTTTCTCATCTA  
TTGTACATATCATACGAGACGTACCATACGGGTGAATAATACAAAACCTTCATGCAA  
TTGGCGCATCCATATTCTTTATCTGTATCTACATTCATATCGCACGAGGACTATACTA  
CGGATCCTTCCTAAATAAAAACGTATGGCTATCAGGAACCACACTACTAATTATCCTT  
ATAGCAACAGCCTTCTTCGGTTATGTACTACCA

***Philodryas baroni***

ACCGGCTTCTTCCTGGCAATCCACTATACAGCCAACATCAACTTAGCTTTTACATCTA  
TTGTTACATCACACGAGACGTTCATACGGGTGAATTATACAAAACCTTCATGCAA  
CCGGCGCATCTATATTCTTTATTTGCATCTACATCCACATCGCACGTTGACTCTACTA  
CGGCTCCTACCTAAACAAAACAGTCTGAATGTCTGGAACCNTTCTCTTAATTATTCTA  
ATAGCAACAGCCTTCTTCGGATATGCTCTACCA

***Leptodeira annulata***

ACAGGATTCTTCTTAGCGATCCACTACACTGCCAATATCAACTTAGCTTTCTATTCCA  
TTATTACATCTCTCGAGACGTACCATACGGATGAATCATACAAAATATTTCATGCAAC  
CGGCGCTTCTATATTCTTTATCTGTATCTACATTCACATCTCACGGGGAATTTACTAC  
GGCTCCTACCTAAACAAAAGAAGTCTGATTATCCGGAGTAGCCCTTCTTACTATCCTTA  
TAGCAACCGCCTTCTTTGGCTATGTACTGCCA

***Subunidad 4 de la nicotin adenina dinucleótido reductasa***

***(NADH4)***

***Mosasaurus hoffmanni***

??  
??  
??

***Lanthanotus borneensis***

??  
??  
??

***Dibamus novaeguineae***

??  
??  
??

***Amphisbaena alba***

??  
??  
??

***Najash rionegrina***

??  
??  
??

***Dinilysia patagonica***

??  
??  
??

***Pachyrhachis problematicus***

??

??  
??

***Haasiophis terrasanctus***

??  
??  
??

***Eupodophis descouensi***

??  
??  
??

***Wonambi naracoortensis***

??  
??  
??

***Yurlungur* sp**

??  
??  
??

***Taxón A***

??  
??  
??

***Taxón B***

??  
??  
??

***Leptotyphlops humilis***

GAATAGCCCAAACCCCTGCCCCCAATAGAAACAAACTCAACTACACCAATCCTAGCTC  
TGTCCATCTGAGGAATAATAATAGCCAGTCTAACCTGCCTACAACAAACAGACCTAA  
AATCCCTAATCGCCTACTCATCAATCGGCCACATAGGCCTAGTAATCGGAGCAATCC  
TAACCCAATCTCCCACAAGCATAACAGGCGCCACAACACTAATAATTGCCACGGAT  
TT

***Typhlops jamaicensis***

??  
??  
??

***Liotyphlops albirostris***

??  
??  
??

***Anilius scytale***

GAATTATACAGGTCTTACCGACATCAAAAACAGACTTATTTCATACCATTTCTAATCCT  
CTCCCTATGAGGCGGATTCTAGCCAACCTCACCTGTCTACAACAAACAGACCTAAA  
ATCTTTAATCGCTTACTCTTCAGTAAGTCACATGGGCCTAGTTATTGCAGCCACAATA  
ATCCAAACCCCTGAGCATTATCTGGAGCAATAGCTCTGATAATCGCTCATGGTTTC

***Anomochilus leonardi***

??  
??  
??

***Cylindrophis ruffus***

GAATAATACAAATCCTACCGACCATGAAAACCGACACATTCATGCCATTTCTTGTTCT  
ATCACTTTGCGGGGCCATCCTAGCCAACCTCACATGCCTACAACAAACTGATCTAAA  
ATCCTTAATCGCCTACTCCTCCGTCAGCCATATCGGCTTAGTGATCGCAGCCATCAT  
AATTCAAACCCCATGAAGTCTAGCCGGAGCCATAACACTTATAATCGCCCACGGCTT  
C

***Uropeltis melanogaster***

??

??  
??

***Xenopeltis unicolor***

GAATAATACAGATTATGCCAACAACCAAAAACAGATATATTTATACCATTTCTCATTAT  
CTCCCTATGAGGGGCAATTCTAGCCAATCTAACCTGCCTCCAACAAACAGATCTAAA  
ATCACTAATCGCATATTCATCAATCAGCCACATAGGATTAGTAATCGCAGCCCTCATA  
ATTCAAACCCCATGAAGCCTAGCAGGCGCCATGGCCTTAATAATCGCCCACGGATT

***Loxocemus bicolor***

??  
??  
??

***Python molurus***

??  
??  
??

***Boa constrictor***

GAATAATACAGATTCTACCCACAACAAAAACAGACATATTTATACCTTTCATAATTCT  
GTCATTATGAGGAGCAATCCTTGCCAACCTAACATGCTTACAACAAACAGACCTAAA  
ATCCCTAATCGCATACTCATCAATCAGCCATATGGGTTTAGTAATCGCAGCAATTATA  
ATCCAAACTCACTGAGCCGTAGCAGGGGCAATGGCACTAATAATTGCACACGGATT

***Eryx miliaris***

GCATAATACAAATTTTCCCTGTAACAAAAACAGACATATTTCTACCATTCGTGGTATT  
ATCCCTATGAGGAGCAATCCTGGCTAACATAACATGCCTACAACAAACAGACTTAAA  
ATCCTTAATCGCATACTCATCAATTAGCCACATAGGCCTGGTAATTGCAGCCATTATA  
ATCCAAACCCCTGAGCCCTAGCAGGGGCCATAGCCCTAATAATTGCCACCGATT

***Lichanura trivirgata***

GTATAATACAAATTATACCCACAATAAAAAACAGACATACTCATACCCCTCCTTATCCT  
ATCTCTGTGGGGGGCAGTCCTAGCCAACCTCACATGCCTACAACAAACAGACCTCAA  
ATCCCTAATCGCATACTCATCAATCAGCCACATAGGACTAGTAATAGCGGCAATCAC  
AATTCAAACTCCTTGAGCCCTAGCAGGGGCAATAGCCCTAATAATCGCCCACGGATT  
T

***Ungaliophis continentalis***

??  
??  
??

***Exiliboa placata***

??  
??  
??

***Casarea dussumieri***

??  
??  
??

***Tropidophis haetianus***

GAACAATACAAGTACTACCAACAACAAAAACAGACCTATTCTTACCATTTCATGGTATT  
AGCCCTATGGGGGGCCATCCTGGCAAATCTTACCTGTCTCCAACAAACAGACCTAAA  
ATCCCTAATCGCTTACTCCTCAGTAAGCCACATGGGACTAGTTGTAGCTGCTGTCAT  
AATCCAAACCCCATGAGCAACAGCCGGAGCAATAGCCCTCATAATCGCACACGGCTT  
T

***Trachyboa boulengeri***

GAACAATACAAGTCCTACCAACAACAAAAACAGATTTATTCCTACCATTTATGGTGCT  
AGCCCTTTGGGGGGCCATTTTAGCAAATTTAACATGCCTTCAACAAACAGACCTAAA  
ATCACTAATCGCTTACTCATCAGTAAGCCATATAGGCCTGGTAGTGGCCGCTATTAT  
AATTCAAACCCCATGAGCCACAAGCGGAACAATAGCCCTCATAATCGCCCACGGATT  
T

***Acrochordus granulatus***

GAATAATACAAGTCCTACCAACAACAAAAACAGATATATTTATACCTCTCCTAATTTT  
ATCAATATGAGGAGCCATTTTAGCAAACCTAACATGCTTCAACAAACAGACCTAAA



ATCTCTCATTGCCTATTCATCTGTGAGCCATATAAGTCTTGTAGTAGCAGCCACCCTA  
ATCCAAACACAATGAAGCCTATCAGGCGCTATAACCCTAATAATCGCTCACGGTTTC

***Xenodermus javanicus***

GAATAATACAAATTCTTCCTACCACAAAAACAGACCTATTTCTCCCATTCCTCATTCT  
ATCACTCTGAGGAGCAATTTTAGCCAATCTTACATGCCTCCAACAAACAGATTTAAAA  
TCTCTCATCGCATACTCATCTATCAGCCACATAGCCCTAGTAATCGCAGCAATTATAA  
TTCAAACCCCATGAAGCCTATCTGGGGCTATAACCCTAATAATCGCCCATGGTTTT

***Bitis arietans***

GCATAATACAAATCCTGCCAACCTCAAACACAGACATATTCATCCCATTTCATTGTCT  
ATCCCTATGGGGAGCAGTCCTGGCAAATCTAACCTGCCTTCAACAAACAGACTTAAA  
ATCATTAATTGCCTACTCCTCAATCAGTCACATAGGCCTAGTCGTAGCCGCAATTATA  
GTTCAAACCCCATGAGGCCTATCAGGAGCAATAGCCCTAATAATTGCCACGGCTTC

***Parias sumatranus***

GAATAATACNAATTTTACCCGCAACAAAAACGGACACATTCTTACCATTCTTGTACT  
AGCCCTATGAGGAGCTATCTTAGCCAATCTCACATGTCTACAACAAACAGATTTAAA  
GTCCCTAATCGCCTACTCCTCTATTAGCCATATGGGCCTAGTAGTAGCCGCAATTATT  
ATCCAAACACCATGAAGTCTCTCAGGAGCCACAGCCCTAATAATCGCCCACGGCTTT

***Agkistrodon contortrix***

GCATAATACAGATTCTTCCCACAACAAAAACCGACATGTTCTCCCATTCGTCGTATT  
AGCCCTGTGGGGAGCCATCCTAGCCAACCTTAACATGCCTACAACAAACAGACCTAAA  
GTCTCTAATCGCCTACTCCTCCATCAGCCATATAGGCCTAGTAGTAGCTGCGATCAT  
CATTCAAACACCATGGGGACTCTCAGGGGCCATAGCCTAGATAATCGCTCACGGTTT  
T

***Crotalus durissus***

GTTTGATGCAAATTTTTTCCAACAACAAAAACCGACCTATTCCTTCCATTTATCATTCT  
ATCCCTTTGGGGGGCAATCCTAGCCAATCTGACATGCCTACAACAAACAGACTTAAA  
ATCCCTNNNNGCCTACTCCTCTATTAGTCATATAGGCCTAGTAGTAGCCGCAATCAT  
CATTCAAACCCCATGAGGCCTATCCGGAGCCATAGCCCTAATAATCTCGCATGGCTT  
T

***Bothrops alternatus***

GCATAATACAAGTCTTTCCCCCAATAAAAACTGATGTATTCTCCCATTCATCGTACT  
AGCCCTCTGGGGGGCCACCCTGGCAAACCTTAACATGCCTGCAACAAACAGACCTAAA  
GTCCTTAATCGCCTACTCTTCCATTAGTCACATAGGCCTAGTAGTAGCCACAATCATT  
ATCCAAACACCTTGGGGACTCTCAGGAGCCATAGCCCTAATAATCGCCCATGGCTTC

***Azemiops feae***

GAATTATACAAACTCTCCCCACAACCTAAAAACAGACCTATTCATCCCATTTATCACACT  
AGCCCTTTGAGGAGCAACCTTAGCCAACCTAACATGCCTACAACAAACAGACCTTAA  
ATCCCTAATTGCTTACTCTTCTATCAGCCATATAGGCCTAGTAGTTGCCGCAATCACT  
ATCCAAACACCATGGGGCCTCTCGGGAGCCATAGCCCTAATAATCGCCCATGGCTTC

***Atractaspis sp***

GAATATCACAAACTTTACCAACTTTAAAAACTGATATGTTTTTACCATTTATTGTACT  
AGCCTTATGAGGAGCTACCCTAGCAAGTCTTACCTGCCTACAACAAACAGATTTAAA  
ATCTCTAATCGCATATTCTTCAATTAGTCACATAGGCCTAGTAATCGCAGCTGTCTCA  
ACACAAACACAATGAGGGCTATCAGGGGCAATAGCCATAATAATCGCACATGGGTTT

***Bungarus fasciatus***

GAATATCCCAAATTTTGCCTCTACTAAAAACAGATATATTCCTTCCATTTATTGTACT  
ATCCTTGTGAGGTGCTATCTTAGCAAGCCTAACCTGCCTACAACAAACAGACTTAAA  
ATCACTCATTGCATACTCATCAATTAGCCACATAGGTTTAGTAATCGCTGCAATTTCT  
ATCCAAACACAATGAGGCTTAACAGGAGCTATAATAATAATAATTGCCCATGGTTTC

***Dendroaspis polylepis***

GTATATCACAAACCCTCCCAACATTAAAAACTGATATCTTTATCCCCTTCATTACCTT  
ATCCATATGAGGGGCCATCCTAGCAAGCCTAACTGCCTACAACAAACAGACCTAAA  
ATCCCTAATCGCATACTCTTCAATCAGCCACATGGGGTTAGTAATCGCTGCAATCTTA  
ATCCAAACACAATGAAGCCTAATAGGCGCCATAGCAATAATAATCGCCCACGGATTTC

***Naja nivea***

GAATATCACAAACCCTGCCCACACTAAAAACAGATGTCTTCTCCCATTCATTGTGCT  
GTCCCTATGGGGGGCCACCCTGGCGAGCTTAACATGCCTGCAACAAACAGACCTAAA

ATCCTTAATCGCATACTCCTCAATTAGCCACATAGGCTTAGTAATCGCATCAATCTCC  
ATCCAAACACAATGAAGCCTAGCAGGGGCCATAGCCATAATGATCGCCCATGGCTTC

***Cacophis squamulosus***

GCCTATCACAAACCCTCCCCCACTAAAAACAGACATATTTCTCCCCTTTATTGTCCT  
ATCCCTATGAGGTGCCGCCCTAGCAAGCCTAACTTGCCTTCAACAAACAGATTTAAA  
GTCCCTAATTGCATACTCTTCAATTAGCCACATGGGCCTAGTAATTGCTGCAATATCG  
ATCCAAACACAATGGGGTCTAACAGGCGCCATAGCCATAATAATCGCCCATGGCTTT

***Micrurus fulvius***

GTATAACCCAAACCCTTCCTACCCTAAAAACAGACATGTTTCTTCCATTTATTGTTCT  
ATCTCTCTGAGGGGCCACCTTAGCAAGCTTGACCTGCCTGCAACAAACAGACCTAAA  
ATCCCTAATTGCATACTCTTCTATTAGCCATATGGGCTTAGTTATCGCAGCAATCTCT  
ATCCAAACACAGTGGGGCCTAGCAGGAGCAATAGCCATAATAGTCGCCACGGCTTT

***Lycophidion capense***

GAATATCACAAACCCTTCCCACCCTAAAAACAGATATATTTATACCATTCATAGTACT  
GGCCATGTGAGGCGCCACCCTGGCAAGCCTAACTTGCCTACAACAAACAGACCTAAA  
ATCTCTTATTGCATACTCTTCAGTCAGTCACATAGGACTAGTAATTGCTGCAATATCA  
ACACAAACACATTGGGGCCTAGCAGGAACATATCATTAATAATTGCTCACGGGTTT

***Macrelaps microlepidotus***

GAATATCCCAAACCCTGCCAACCCTAAAAACAGATATATTCTTACCCTTTATTGTCCT  
CGCCCTCTGAGGAGCAACTCTAGCCAGCCTAACCTGCCTACAACAAACTGACCTAAA  
ATCTCTAATCGCATACTCCTCAATCAGCCACATGGGGCTAATCATCGCCGAGTCTC  
TACTCAAACACAATGAGGCCTATCAGGTACTATAGCCCTAATAATCGCCACGGCTT  
T

***Mehelya capensis***

GAATGTCTCAAACACTCCACACTATTAACAAACAGACATATTCCTACCATTTATTGTCCT  
AGCTCTATGAGGGGCCACACTGGCAAGCCTTACATGCCTACAACAAACAGATCTCAA  
ATCCCTAATCGCCTACTCTTCAATCAGCCACATGGGACTAGTAATCGCAGCAATCTC  
TATACAAACCAATGAGGCCTATCTGGGGCCATAGCCATAATAATTGCCACGGGTT  
T

***Nerodia rhombifer***

??  
??  
??

***Natrix natrix***

GAATAACACAAACTCTCCCCACATTAAAAACAGACACATTCCTACCGTTCATTATCCT  
CGCCCTATGAGGAGCAACATTAGCCAACCTTACCTGCCTTCAACAAACAGACTTAAA  
ATCCCTTATTGCATACTCGTCTATCAGCCACATAGGCCTGGTCATCGCTGCCATTATA  
ATCCAAACACAATGAAGCCTGTCAGGAACATAGCCCTAATAATCGCCACGGGTTT

***Diadophis punctatus***

GAATAATGCAAACCCTCCCCACAATAAAAAACAGATATGTTCTTGCCATTTATCGTTCT  
TGCCCTCTGAGGAGCAACCCTGGCTAACCTGACATGCCTACAACAAACAGACCTTAA  
ATCTCTAATTGCATACTCCTCCATTAGTCATATGGGCCTAGTTATTGCAGCAATTATT  
GTCCAAACACAATGAAGCCTATCAGGGGCTATAGCCCTAATAATTGCCACGGCTTT

***Lampropeltis getula***

GAACAATACAAATTATACCAACAATAAAAAACAGACTTATTCCTACCATTTATTATCCT  
CGCTCTTTGAGGAGCAACACTAGCTAATCTAACCTGCCTCCAACAAACAGATCTAAA  
ATCACTAATCGCATACTCATCTATCAGCCACATAGGCTTGGTAATTGCAGCAATTATA  
ATTCAAACACAATGAAGCCTATCAGGAGCCATAGCCTTAATAATCGCCCATGGGTTT

***Philodryas baroni***

??  
??  
??

***Leptodeira annulata***

GAATCATACAAATTCTACCCACATCAAAAAACAGACTTATTCCTACCATTTATCGTCCT  
AGCCCTCTGAGGGGCAACCCTAGCCAACCTAACCTGCCTACAACAAACAGACCTAAA  
ATCTCTAATCGCATACTCATCTATTAGTCACATGGGTTTCGTTACCGCCGAGTAATG  
ATCCAAACACAATGAAGCTTATCAGGAGCTATATCACTAATAATCGCCCATGGTTTT

## **Factor de maduración del oocito (Cmos)**

### ***Mosasaurus hoffmanni***

??  
??  
????????????????????????????

### ***Lanthanotus borneensis***

TTGGGCACCATAATAATGGAATATGTAGGTAACAGCACTCTGCACCATGTTATCTAT  
GGGACTGCCAGTATGACAGCAAAAAGTAAAGATGATGGGCTTGGATATGGCCATGT  
GCATTTGAGCACAGCTCAGGCTSTGGGCTATGCCTGTGACATCATGGCAGGATTAGT  
CTTTCTCCATTACACCTGATTGTGCATCTGGATTAA

### ***Dibamus novaeguineae***

GTTGGTACTATTATAATGGAATATGTAGGTAACAGCACTTTGCACCATGTTATTTATG  
GGAGTGATTGCATGAGGGCAAAAGGAAAGAAGGATGAGTTTGGATATAGCCAACAG  
TCCTTGAGCATAACTCAATCGCTAAGCTACTCATCAGATATTGTGGCAGGCTTGCTC  
TTTCTCCATTACATTTTATTGTCCATCTGGATTAA

### ***Amphisbaena alba***

TTGGGCACCTATAATAATGGAATATGTAGGTAACAGCAGTCTGCACCATGTTATCTAT  
GGGACTGGCTCTATGGCAGCAAAA??GAGAGAGAGAAGCT????????????????GAG  
TATAGCTCGATCTCTGGGCTATTCTGCAACATTGTGGGAGGCTTAGCGTTTCTCCA  
TTCACAGTTGATTGTGCATCTGGATTAA

### ***Najash rionegrina***

??  
??  
????????????????????????????

### ***Dinilysia patagonica***

??  
??  
????????????????????????????

### ***Pachyrhachis problematicus***

??  
??  
????????????????????????????

### ***Haasiophis terrasanctus***

??  
??  
????????????????????????????

### ***Eupodophis descouensi***

??  
??  
????????????????????????????

### ***Wonambi naracoortensis***

??  
??  
????????????????????????????

### ***Yurlunggur* sp**

??  
??  
????????????????????????????

### ***Taxón A***

??  
??  
????????????????????????????

### ***Taxón B***

??

??  
????????????????????????

***Leptotyphlops humilis***

CTGGGTACCATAATAATGGAATATGTAGGTAATCACACTTTACACCATGTCATCTATG  
GGACTGGCTATTTACAAACAAAACAAAAGGATGATGAGCTTAAATGTGGCCGTGCAT  
TTTTGAGCATAGCTCAGGCTCTCTGTTATTCTTGTGACATTGTAGCAGGGTTAATGTT  
TCTCCATTACAGTTAATTGTACATTTGGATTAA

***Typhlops jamaicensis***

TTGGGTACCATAATAATGGAATATGTAGGTAATGCACTTTGTACCATGTCATCTATG  
GAACTGGCTGCTTTACAA??GAAAGAAGGATGATGGGCTTAAATGTGGCCATGCATT  
TTTGAGCATAGCTCAGTCTCTCAGTTACTCCCATGACATTGTGGCAGGATTAATGTTT  
CTCCATTACAGTTAATAGTGCATCTGGATTAA

***Liotyphlops albirostris***

TTGGGCACCATAATAATGGAATATGTGGGTAATCACACTCTGCATCATGTCATCTAT  
GGGACTAGCTATTTAACAACAAGAAGAAAGGATGATGGGCTTAATTATAGCCATGTA  
CTTTTAAGNATAGCTCAGGCTCTCAGTTACTCTGGTGATATTATGGCAGGGTTAATG  
TTTCTNCATTACAGTTAATCGTGCATCTGGATTAA

***Anilius scytale***

TTGGGCACCATAATTATGGAATATGCAGGTAATTGCACTCTACACCATGTCATCTAT  
GGGACTGGCTACTTAACAGGAAAA??AAGAATGATGGGCTTAAATGTGACCATGGGT  
TTTTGAGTACAGCTCAGGCTGTCAGTTACTCCTGTGATATTGTGGCAGGATTAATGT  
TTCTCCATTACAGTTAATTGTGCATCTGGATTAA

***Anomochilus leonardi***

??  
??  
????????????????????????

***Cylindrophis ruffus***

TTGGGCACCATAATTATGGAATATGTAGGTAATTGCACTCTACACCATGTTATCTATG  
GGACTGGCTATTTAAGAGGAAAA??GAGAATGATGGGCTTAAATGTGACCATGGGT  
TTTGAGTACAGCTCAGGCTGTCAGTTACTCCTGTGATATTGTGGCAGGATTAATGTT  
TCTCCATTACAGTTAATTGTGCATCTGGATTAA

***Uropeltis melanogaster***

??  
??  
????????????????????

***Xenopeltis unicolor***

TTGGGCACCATAATTATGGAATATGTAGGTAATTGCACTCTACACCACATTATCTATG  
GGACTGGCTATTTAACAGGAAAG??AAGAATGATGGGCTTAAATGTGACCATGGGT  
TCTGGGTACAGCTCAGGCTGTCAGTTACTCCTGTGATATTGTGGCAGGGTTAATGTT  
TCTTCATTACAGTTAATTGTGCATCTGGATTAA

***Loxocemus bicolor***

TTGGGCACCATAATTATGGAATATGTAGGTAATTGCACTCTACACCATGTCATCTATG  
GGACTGGCTATTTAACAGCAAAG??AAGAACGATGGGCTTAAATGTGACCATGGGT  
TCTGAGTACAGCTCAAGCGGTCAGTTACTCCTGTGATATTGTGGCAGGGTTAATGTT  
TCTCCATTACAGTTAATTGTGCATCTGGATTAA

***Python molurus***

TTGGGCACCATAATTATGGAATATGTAGGTAATTGCACTCTACACCATGCCATCTAT  
GGTACTGGCTATTTACAGGACTG??AAGAATGATGGGCTTAAATGTGACCATGGGT  
TTCTGAGTACAGCTCAGGCTGTCGGTTACTCCTGTGATATTGCGGCAGGGTTAATGT  
TTCTCCATTACAGTTAATTGTGCATCTGGATTAA

***Boa constrictor***

TTGGGCACCATAATTATGGAATATGTAGGTAATTGCACTCTGCACCATGTGATCTAT  
GGGACTGGCCATTTAACAGGAAAG??AATAAGGATGGGCTTAAATGTGACGATGGGT  
TTTTGAGTACATCTCAGGCTGTCAGTTACTCCTGTGATATTGTGGCAGGGTTAATGTT  
TCTCCATTACAAATTAATTGTGCATCTGGATTAA

***Eryx miliaris***

TTGGGCACCATAATTATGGAATATGTAGGTAATTGCACTCTGCACCATGTGATCTAC  
GGGACTGGCTATTTAACAG??GAAAGAAGAAGGATGGGCTTAAATGTGACCATGGGT

TTTTGAGCACATCTCAGGCTGTCAGTTACTCCTGCGATATTGTGGCAGGGTTAATGT  
TTCTCCATTACAGTTAATTGTGCATCTGGATTGA

***Lichanura trivirgata***

TTGGGCACCATAATTATGGAATATGTAGGTAAGTGCACCTCTACACCATGTGATCTAT  
GGGACTGGCTATTTAACAG???GAAAGAAGGAGGATGGGCTTAAATGTGACCATGGG  
TTTTTGAGTACAGCTCAGGCTGTCAGTTACTCCTGTGATATTGTGGCAGGGTTAATG  
TTCTCCATTACAGTTAATTGTGCATCTGGATTGA

***Ungaliophis continentalis***

TTGGGCACCGTAATTATGGAATATGTAGGTAATTTCACTCTACACCATGTGATCTATG  
GGACTGGCTATTTAACAGGAAAG???AAGGAGGATGGGCTTAAATGTGACCATGGGTT  
TTTGAGTACAGCTCAGGCTGTCAGTTACTCCTGTGATATTGTGGCAGGGTTAATGTT  
TCTCCATTACAGTTAATTGTGCATCTGGATTGA

***Exiliboa placata***

TTGGGCACCATAATTATGGAATATGTAGGTAATTGCACCTCTACACCATGTGATCTAT  
GGGACTGGCTATTTAACAGGAAAG???AAGGA???TGGGCTTAAATGGGACCATGGGTT  
TTTGAGTACAGCTCAGGCTGTCAGTTACTCCTGTAATATTGTGGCAGGGTTAATGTT  
TCTCCACTCACAGTTAATTGTGCATCTGGATTGA

***Casarea dussumieri***

TTGGGTACCATCATTATGGAATATGTAGGTAATTGTACTCTACACCATGTCATCTATG  
GGACTGGCTATTTAACAGGAAAG???AAGAATGATGGGCTTAAAGGTGACCCTGGGTT  
TTTGAGTACAGCTCAGGCTGTCAGTTACTCCTGCGATATTGTAGCAGGGTTAATGTT  
TCTCCATTACAAATTAATTGTGCATCTGGATTGA

***Tropidophis haetianus***

TTGGGCACCATAATTATGGAATATGTAGGTAATTGCACCCTACAGCATGTCATCTAT  
GGAAGTGGCTATTTAACAGGAAAG???AAGAATTATGGGCTTAAATGTGACCATGGGT  
TTTTGAGTACAGCTCAGACCATCAGTTACTCCTGTGATATTATGGCAGGGTTAATGTT  
TCTCCATTACAAATTAATTGTGCATCTGGATTGA

***Trachyboa boulengeri***

??  
??  
????????????????????????

***Acrochordus granulatus***

TTGGGCACCATAATTATGGAATATGTAGGAAATTGTACTCTACACCATGTTATCTATG  
GGACTGGCTATTTAACAGGAAC????GAATGATGGGTTTAATTGTGACCATGAGTTT  
TTGAATACAGCTCAAGCTCTCAGTTACTCCTGTGATATTGTGGCAGGGTTAATATTTT  
TCCATTACAGTTAATTGTGCATTTGGATTGA

***Xenodermus javanicus***

TTGGGTACCATAATTATGGAATATGCAGGTAATTGCACCTCTACATCATGTTATCTATG  
GAAGTGGCTATCTATTAG???GAAATAACAATGATGGCCTGAAATATGACCAGGAATT  
TTTGAGTATAGCTCAGGCTGTCAATTACTCCTGTGATATTGTGGCAGGGTTAATGTTT  
CTCCATTACAGCTTAATTGTCCATCTGGATTGA

***Bitis arietans***

??  
??  
????????????????????

***Parias sumatranus***

??  
??  
????????????????????

***Agkistrodon contortrix***

??  
??  
????????????????????

***Crotalus durissus***

??  
??  
????????????????????

***Bothrops alternatus***

??  
??  
????????????????????????

***Azemiops feae***

TTGGGTACCATAATTATGGAATATGCAGGTAAGTCACTCTATATCATGTTATCTATG  
GGACTGGCTGTTTAACAG??GAAATAACAATGATGGCCTTAAATGTGACCATGGGTT  
TTTGAGTACAGCTCAGGCTGTCATTTACTCCCATGATATTATGGCAGGGTTAATGTTT  
CTCCATTCTCAGTTAATTGTGCATCTGGATTAA

***Atractaspis sp***

TTGGGTACCATAATTATGGAATATGCAGGTAATTGCACTCTACATCATGTTATCTATG  
GAAGTGGTTATTTAACAG??GAAATAACAATGATGGCCTTAAATATGACCATGGGTT  
TTTGAGTACAGCTCAGGCTGTCATTTACTCCTGTGATATTGTGGCAGGGTTAATGTTT  
CTCCATTCTCAGTTAATTGTGCATCTGGATTAA

***Bungarus fasciatus***

TTGGGTACCATAATTATGGAATATGCAGGTAATTGCACTCTACATCATGTTATCTATG  
GAAGTGGTTATTTAATAAGAAAT??AGCAATGATGGCCTTAAATGTGACCATGAGTTT  
TTGAGTACAGCTCAGGCTATCATTTACTCCTGTGATATTGTGGCAGGGTTAATGTTT  
TCCATTCTCAGTTAATTGTGCATCTGGATTAA

***Dendroaspis polylepis***

TTGGGTACCATAATTATGGAATATGCAGGTAATTGCACTCTACATCATGTTATCTATG  
GAAGTGGTTATTTAACAGGAAAT??AGCAATGATGACCTTAAATGTGACCATGGGTT  
TTTGAGTACAGCTCAAGCTATCATTTACTCCTGTGATATTGTGGCAGGGTTAATGTTT  
CTCCATTCTCAGTTAATTGTGCATCTGGATTAA

***Naja nivea***

TTGGGTACCATAATTATGGAATATGCAGGTAATTGCACTCTACATCATGTTATCTATG  
GAAGTGGTTATTTAACAGGAAAT??AGCAATGATAGCCTTAAATGTGACCATGGGTT  
TTTGAGTACAGCTCAGGCTATCATTTACTCCTGTGATATTGTGGCAGGGTTAATGTTT  
CTCCATTCTCAGTTCATTGTGCATCTGGATTAA

***Cacophis squamulosus***

TTGGGTACCATAATTATGGAATATGCAGGTAATTGCACTCTACATCATGTTATATATG  
GAAGTGGTTATTTAACAG??GAAATAGCAATGATGGCCTTAAATGTGACCATGGGTT  
TTTGAGTACAGCTCAGGCTATCATTTACTCCTGTGATATTGTGGCAGGATTAATGTTT  
CTCCATTCTCAGTTAATTGTGCATCTGGATTAA

***Micrurus fulvius***

TTGGGTACCATAATTATGGAATATGCAGGTAATTGCACTCTACATCATGTTATCTATG  
GAAGTGGTTATTTAACAGGAAAT??AACAACGATGGCCTTAAATGTGATCATGGGTT  
TTTGAGTACAGCTCAGGCTGTCATTTACTCCTGTGATATTGTGGCAGGGTTAATGTTT  
CTCCATTCTCAGTTAATTGTGCATCTGGATTAA

***Lycophidion capense***

TTGGGTACCATAATTATGGAATATGCAGGTAATTGCACTCTACATCATGTTATCTATG  
GAACGGGTTATTTAACAG??GAAATAACAATGATGGCCTTAAATATGACCATGGGTT  
TTTGAGTACAGCTCAGGCTGTCATTTACTCCTGTGATATTGTGGCAGGATTAATGTTT  
CTCCATTCTCAATTAATTGTGCATCTGGATTAA

***Macrelaps microlepidotus***

TTGGGTACCATAATTATGGAATATGCAGGTAATTGCACTCTACATCATGTTATCTATG  
GAAGTGGTTATTTAATAG??GAAATAACAATGATGGCCTTAAATATGACCATGGGTTT  
TTGAGTACAGCTCAGGCTGTCATTTACTCCTGTGATATTGTGGCAGGGTTAATGTTT  
CTCCATTCTCAGTTAATTGTGCATCTGGATTAA

***Mehelya capensis***

TTGGGTACCATAATTATGGAATATGCAGGTAATTGCACTCTACATCATGTTATCTATG  
GAAGTGGTTATTTAACAG??AAAATA??ATGATGGCCTTAAATATGACCATGGGTTTT  
TGAGTACAGCTCAGGCTGTCATTTACTCCTGTGATATTGTGGCAGGGTTAATGTTT  
TCCATTCTCAATTAATTGTGCATCTGGATTAA

***Nerodia rhombifer***

??  
??  
????????????????????

***Natrix natrix***

TTGGGTACCATAATTATGGAATATGCAGGTAATTGCACTCTACATCATGTTATCTATG  
GGACTGGTTATTTAACAGGAAAT???A???ACGATGGCCTTAAATGTGACTATGGGTTTT  
TGAGTACAGCTCAAGCTGTCATTTACTCCTGTGATATTGTGGCAGGGTTAATGTTTCT  
CCATTCTCAGTTAATTGTGCATCTGGATTTAA

***Diadophis punctatus***

TTGGGTACCATAATTATGGAATATGCAGGTAATTGCACTCTACATCATGTTATCTATG  
GGACTGGTTATTTAACAGGAAAG???A???ACGATGGCCTTAAATGTGACCATGGGTTTT  
TTGAGTACAGCTCAGGCTGTCATTTATTCCTGTGATATTGTGGCAGGGTTAATGTTTC  
TCCATTCTCAATTAATTGTGCATCTGGATTTAA

***Lampropeltis getula***

??  
??  
????????????????????????

***Philodryas baroni***

??  
??  
????????????????????????

***Leptodeira annulata***

TTGGGTACCATAATTATGGAATATGCAGGTAATTGTACTCTACATCATGTTATCTATG  
GGACTGGTTATTTAACAG???GAAATA???ACGATGGCCTTAAACATGACCATGGGTTTT  
TTGAGTACAGCTCAAGCTGTCATTTACTCCTGTGATATTATGGCAGGGTTAATGTTTC  
TCCATTCTCAGTTAATTGTGCATCTGGATTTAA

***Factor neurotrófico derivado del cerebro (BDNF)***

***Mosasaurus hoffmanni***

??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
???

***Lanthanotus borneensis***

??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
???

***Dibamus novaeguineae***

??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
???

***Amphisbaena alba***

AAGCTGCCCAATGAAAGAAGTTAGTATCCGAGGACCAGGCAGCTTGGCTTATCCCA  
GTCTTCGGACACAGGGAAATCTGGAGAACCTCGGTGGGCCCAATGATGCCTCAGCA

GGATTGACATCATTGGCTGACACTTTTGAACATGTCATAGAGGAGCTCCTCGATGAA  
CAGCAA??GTCATCCAGCCCAGCAAGCAAAATAAGGATGCAGACTTGTACTCATCGC  
GGGTTATGCTAAGCAGTCAAGTGCCTTTGGAGCCACCACTGCTCTTTCTGCTTGAGG  
AGTATAAAAACTACTTGGATGCTGCAAACATGTCAATGAGGGTCCGGCGTCACTCTG  
ATCCTGCTCGTCGTGGGGAGCTCAGTGTGTGTGACAGCACTAGTGAGTGGGTAACA  
GCAGCAGAAAAAAGACTGCGGTGGACATGTCAGGTGCAACAGTTACAGTCCTGGA  
AAAAGTCCCGGTACCCAAAGGCCAACTGAAGCAATATTTTATGAGACCAAATGCAA  
CTCCAAGGGTTATACAAAAGAGGGCTGCAGGGGCATAGACAAGAGGTACTGGAATT  
CCCAGTGCCGAACACTACCCAGTCTTATGTGCGTGCTCTCACGATGGATAACAAAAAAA  
GAGTTGGATGGAGGTTTATAAGAATAGACA

***Najash rionegrina***

??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
????

***Dinilysia patagonica***

??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
????

***Pachyrhachis problematicus***

??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
????

***Haasiophis terrasanctus***

??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
????

***Eupodophis descouensi***

??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
????

***Wonambi naracoortensis***

??  
??



??  
??  
??  
??  
??  
????

***Yurlungur* sp**

??  
??  
??  
??  
??  
??  
????

***Taxón A***

??  
??  
??  
??  
??  
??  
????

***Taxón B***

??  
??  
??  
??  
??  
??  
????

***Leptotyphlops humilis***

AAGCTGCCCCAATGAAGGAAGTTAGCTTCCGAGGACAAGGCAGCTTGGCTTATCCTG  
GTCTTCGGACACAGGGGAATCTGGAGAACCTCGGCAGGCCCAATGATGCCACAAGA  
GGATTAACATCTTTGGCAGACACTTTTGAACATGTCATTGAGGAGCTCCTGGATGAA  
CAGCAG??GTCGTTACGCCAGCAAGGAAAATAAGGATGCAGACTTGATTATCATCTC  
GGGTAATGCTAAGTAGTCAAGTGCCTTTGGAGCCTCCCTGCTCTTCTTGCTTGAGG  
AGTATAAAAATTATTTGGATGCTGCAAACATGTCCATGAGAGTCCGGCGCCACTCTG  
ACCCTGCCCGCCGTGGGGAGCTGAGTGTGTGTGACAGTACTAGCGAGTGGGTAACA  
GCGGCTGAAAAAAGACTGCAGTGGACATGTCAGGGGCAACAGTTACAGTCTTGGA  
AAAAGTCCCGGTACCCAAAGGCCAACTAAAGCAATATTTTATGAGACCAAATGCAA  
CTCAAAGGGTTATACAAAAGATGGCTGCAGGGGCATAGACAAGAGGTACTGGAATT  
CCCAGTGCCGAACCTACCCAGTCTTACGTTTCGAGCTCTCACCATGGATAATAAAAAGA  
GAGTTGGATGGCGCTTTATAAGAATAGACA

***Typhlops jamaicensis***

AAGCTGCCCCAATGAAGGAAGTTAGCATCCGAGGGCAAGGCAACTCGGCTTATCCT  
GGTCTTCGGACGCAGGGGAAATCTGGAGAACCTTGGTGGGCCCAATGACGCCACAAG  
AGGATTAACATCTTTGGCAGACACTTTTGAACAAGTCGTCGAGGAGCTCCTGGACGA  
GCAGCAG??GTCATTACGCCAGCAAGGAGAATAAGGATGCAGACTTGTAATCATCC  
CGGGTAATGCTAAGCAGTCAAGTGCCTTTGGAGCCTCCTCTGCTCTTCTGCTTGAG  
GAATATAAAAATTACTTGGATGCTGCAAACATGTCCATGAGGGTCCGGCGCCACTCT  
GACCCTGCGCGCCGAGGGGAGCTGAGCGTGTGTGAGAGTACAAGTGAGTGGGTAAC  
AGCAGCTGAGAAAAAGACTGCAGTGGACATGTCAGGGGCCACCGTTACAGTTCTGG  
AAAAAGTCCAGTACCCAAAGGCCAGTTGAAGCAATATTTTATGAGACCAAATGCA  
GCTCAAAGGGTTATACGAAAGAAGGCTGCAGGGGCATAGACAAGAGGTACTGGAAT

TCCCAGTGCCGAACCTACACAGTCTTATGTCCGGGCTCTCACCGTGGATAACAAAAAA  
AGAGTCGGATGGCGCTTTATAAGAATAGACA

***Liotyphlops albirostris***

AAGCTGCCCCAATGAAGGAAGTTAGCCTCAGAGGACAAGGCAGCTTGGCTTATCCTG  
GTCTTCGGACACAGGGAGATCTGGAGAACCCTTGGTGGGCCCAACGATGCCACAAGA  
GGATTGACATCTTTAGCAGACACTTTTGAACATGTCATTGAGGAGCTCCTGGATGAG  
CAGCAA??GTTGTTTCAGCCCAGCAAGGAAAATAAAGGATGCAGACTTGTACTCATCTC  
GGGTGATGCTAAGCAGTCAAGTGCCTTTGGAGCCTCCTCTGCTCTTCCTCCTTGAGG  
AGTATAAAAATTACTTGGATGCTGCAAATATGTCCATGAGGGTCCGGCGCCACTCTG  
ACCCTGCTCGCCGTGGGGAGCTAAGTGTGTGTGACAGTACTAGCGAATGGGTAACA  
GCAGCTCAGAAAAAGACTGCGGTGGACATGTCAGGGGCAACAGTTACTGTCCTGGA  
AAAAGTCCCAGTCCCCAAAGGTCAACTGAAGCAATATTTTTATGAAACCAAATGCAA  
CTCAAAGGGTTATACAAAAGAGGGCTGCAGGGGCATAGACAAGAGGTACTGGAATT  
CCCAGTGCCGAACCTACCCAGTCCTATGTACGAGCTCTCACCATGGATAACAAAAAGA  
GAGTTGGATGGCGCTTTATAAGAATAGACA

***Anilius scytale***

AAGCTGCCCCAATGAAGGAAGTTAGTATCAGAGGACAAGGCAGCTTGGCTTATCCTG  
GTCTTCGGACACAGGGAAATCTGGAGACCCTTGGTGGGCCCAATGATGCCACAAGA  
GGATTAACATCTTTGGCAGACACTTTTGAACATGTCATTGAGGAGCTCCTGGATGAG  
CAGCAG??GTCATTCAGCCCAGCAAGGAAAATAAAGGACGCAGACTTGTACTCATCTC  
GGGTGATGCTAAGTAGTCAAGTGCCTTTGGAGCCTCCCCTGCTTTTCCTGCTCGAGG  
AGTATAAAAATACTACTTGGATGCTGCAAACATGTCCATGAGGGTCCGGCGACATTCTG  
ACCCTGCTCGCCGTGGGGAGCTGAGCGTGTGTGACAGTACTAGTGAGTGGGTGACA  
GCAGCTGAAAAAAGACTGCAGTAGATATGTCCGGAGCAACAGTTACAGTCCTGGAA  
AAAGTCCCAGTACCCAAAGGCCAACTGAAGCAATATTTTTATGAGACCAAGTGCAGC  
TCGAAGGGTTATGCAAAAGAAGGCTGTAGGGGCATAGACAAAAGGTACTGGAATTC  
CCAGTGCCGAACCTACTCAGTCTTATGTCCGCGCTCTCACCATGGATAACAAAAAGAG  
AGTTGGATGGCGCTTTATCAGAATAGACA

***Anomochilus leonardi***

??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
????  
???

***Cylindrophis ruffus***

AAGCTGCCCCAATGAAGGAAGTTAGTATCAGAGGACAAGGCAGCTTGGCTTATCCTG  
GTCTTCGGACACAGGGAAATCTGGAAACCCTCAACGGGCCCAATGATGCCACAAGA  
GGATTAACATCTTTGGCAGATACTTTTGAACATGTAATTGAGGAGCTCCTGGATGAG  
CAGCAG??GTCATTCAGCCCAGCAAGGAAAATAAAGGATGCAGACTTGTACTCGTCTC  
GGGTGATGCTAAGCAGTCAAGTACCTTTGGAGCCTCCCCTGCTGTTTCCTGCTCGAGG  
AGTATAAAAATACTACTTGGATGCTGCAAACATGTCCATGAGGGTCCGGCGCCATTCTG  
ACCCTGCTCGCCGTGGGGAGCTGAGCGTGTGTGACAGTACTAGTGAGTGGGTGACA  
GCGGCTGAAAAAAGACTGCAGTGGACATGTCCGGAGCGACGGTTACAGTCCTGGA  
AAAAGTCCCAGTACCCAAAGGCCAACTGAAGCAATATTTTTATGAGACCAAGTGCAG  
CTCAAAGGGTTATGCAAAAGAAGGCTGTAGGGGCATAGACAAGAGGTACTGGAATT  
CCCAGTGCCGAACCTACTCAGTCTTACGTCCGAGCTCTCACCATGGATAACAAAAAGA  
GAGTTGGATGGCGCTTTATAAGAATAGACA

***Uropeltis melanogaster***

??  
??  
??  
??  
??  
??  
??

??  
???

***Xenopeltis unicolor***

AAGCTGCCCCAATGAAGGAAGTTAGTGTGTCAGAGGACAAGGCAGCTTGGTTTATCCTG  
GTCTTCGGACACAGGGAAATCTGGAGACCCTCAGTGGGCCCAATGATGCCACAAGA  
GGATTAACATCTTTGGCAGACACTTTTGAACATGTCATTGAGGAACTCCTGGATGAG  
CAGCAG???GTGATTCAGCCCAGCAAGGAAAATAAAGATGCAGACTTGTATTATCTC  
GGGTGATGCTAAGCAGTCAAGTGCCTTTGGAGCCTCCCCTGCTCTTCCTGCTCGAGG  
AGTATAAAAACTACTTGGATGCTGCAAACATGTCCATGAGGGTCCGGCGCCATTCTG  
ACCCTGCTCGCCGTGGGGAGCTGAGCGTGTGTGACAGTACTAGTGAGTGGGTGACA  
GCAGCTGAAAAAAGACTGCAGTAGACATGTCTGGAGCGACGGTTACAGTCCTGGA  
AAAAGTCCCAGTACCCAAAGGCCAACTGAAGCAATATTTTTATGAGACCAAGTGCAG  
CTCAAAGGGTTATGCAAAGAAGGCTGTAGGGGCATAGACAAGAGGTACTGGAATT  
CCCAGTGCCGAACACTACTCAGTCTTATGTCCGAGCTCTCACCATGGATAACAAAAAAA  
GAGTTGGATGGCGCTTTATAAGAATAGACA

***Loxocemus bicolor***

AGGCTGCCCCAATGAAGGAAGTTAGTATCAGAGGACAAGGCAGCTTGGCTTATCCTG  
GTCTTCGGACACAGGGAAATCTGGAGACCCTCAGTGGGCCCAATGATGCCACAAGA  
GGATTAACATCTTTGGCAGACACTTTTGAACACGTCATTGAGGAGCTCCTGGATGAG  
CAGCAG???GTCATTCAGCCCAGCAAGGAAAATAAAGATGCAGACTTGTACTCATCTC  
GGGTGATGCTAAGCAGTCAAGTGCCTTTGGAGCCTCCCCTGCTGTTCTGCTCGAGG  
AGTATAAAAACTACTTGGATGCTGCAAACATGTCCATGAGGGTCCGGCGCCATTCCG  
ACCCTGCTCGCCGTGGGGAGCTGAGCGTGTGTGACAGTACTAGTGAGTGGGTGACA  
GCAGCTGAAAAAAGACTGCAGTGGACATGTCTGGAGCAACGGTTACAGTCCTGGA  
AAAAGTCCCAGTACCCAAAGGCCAACTGAAGCAATATTTTTATGAGACCAAGTGCAG  
CTCAAAGGGTTATGCAAAGAAGGCTGTAGGGGCATAGACAAGAGGTACTGGAATT  
CCCAGTGCCGAACACTACTCAGTCTTACGTCCGAGCTCTCACCATGGATAACAAAAAGA  
GAGTTGGATGGCGCTTTATAAGAATAGACA

***Python molurus***

AGGCTGCCCCAATGAAGGAAGTTAGTATCAGAGGACAAGGCAGCTTGGCTTATCCTG  
GTCTTCGGACACAGGGAAATCTGGAGACCCTCAGTGGGCCCAATGATGCCACAAGA  
GGATTAACATCTTTGGCAGACACTTTTGAACATGTCATTGAGGAGCTCCTGGACGAG  
CAGCAG???GTCATTCAGCCCAGCAAGGAAAATAAAGATGCAGACTTGTACTCATCTC  
GGGTGATGCTAAGCAGTCAAGTGCCTTTGGAGCCTCCCCTGCTCTTCCTGCTCGAGG  
AGTATAAAAACTACTTGGATGCTGCAAACATGTCCATGAGGGTCCGGCGCCATTCTG  
ACCCTGCTCGCCGTGGGGAGCTGAGCGTGTGTGACAGTACTAGTGAGTGGGTGACA  
GCAGCTGAAAAAAGACTGCAGTGGACATGTCTGGAGCGACGGTTACAGTCCTGGA  
AAAAGTCCCAGTACCCAAAGGCCAACTGAAGCAATATTTTTATGAGACCAAGTGCAG  
CTCAAAGGGTTATGCAAAGAAGGCTGTAGGGGCATAGACAAGAGGTACTGGAATT  
CCCAGTGCCGAACACTACTCAGTCTTACGTCCGAGCTCTCACCATGGATAACAAAAAGA  
GAGTTGGATGGCGCTTTATAAGAATAGACA

***Boa constrictor***

AAGCTGCCCCAATGAAGGAAGTTAGTATCAGAGGACAAGGCAGCTTGGCTTATCCTG  
GTCTTCGGACACAGGGAAATCTGGAGACCCTCGGTGGGCCCAACGATGCCACAAGA  
GGATTAACGTCTTTGGCAGACACTTTTGAACATGTCATTGAGGAGCTCCTGGATGAG  
CAGCAG???GTCATTCAGCCCAGCAAGGAAAATAAAGATGCAGACTTGTACTCAACTC  
GGGTGATGTTAAGCAGTCAAGTGCCTCTGGAGCCTCCCCTGCTCTTCCTGCTTGAGG  
AGTATAAAAACTACTTGGATGCTGCAAACATGTCCATGAGGGTCCGGCGCCATTCTG  
ACCCTGCTCGCCGTGGGGAGCTGAGCGTGTGTGACAGTACTAGTGAGTGGGTGACA  
GCAGCTGAAAAAAGACTGCAGTAGACATGTCCGGAGCGACAGTTACAGTCCTGGA  
AAAAGTCCCAGTCCCCAAAGGCCAACTGAAGCAATATTTTTATGAGACCAAGTGCAG  
CTCGAAGGGTTATGCAAAGAAGGCTGTAGGGGCATAGACAAGAGGTACTGGAATT  
CCCAGTGCCGAACACTACTCAGTCTTTCGTCCGAGCTCTCACCATGGATAACAAAAAGA  
GAGTTGGATGGCGCTTTATAAGAATAGACA

***Eryx miliaris***

??  
??  
??

??  
??  
??  
??  
???

***Lichanura trivirgata***

AAGCTGCCCCAATGAAGGAAGTTAGTATCAGAGGACAAGGCAGCTTGGCTTATCCTG  
GTCTTTGGACACAGGGAAATCTGGAGACCCTCAGTGGGCCCAATGATGCCACAAGA  
GGATTAACATCTTTGGCAGACACTTTTGAACATGTCATTGAGGAGCTCCTGGATGAA  
CAGCAG???GTCGTTACAGCCAGCAAGGAAAATAAAGGATGCAGACTTGTACTCATCTC  
GAGTGATGCTAAGCAGCCAAGTGCCTTTGGAGCCCCCCTGCTCTTCTTGCTCGAGG  
AGTATAAAAACTACTTGGATGCTGCAAACATGTCCATGAGGGTCCGGCGCCATTCTG  
ACCCTGCTCGCCGTGGGGAGCTGAGCGTGTGTGACAGTATTAGTGAGTGGGTGACA  
GCAGCTGAAAAAAGACTGCAGTAGACATGTCCGGAGCGACGGTTACAGTCCTGGA  
AAAAGTCCCAGTACCCAAAGGCCAACTGAAGCAATATTTTTACGAGACCAAGTGCAG  
CTCGAAGGGTTATGCAAAAGAAGGCTGCAGGGGCATAGACAAGAGGTACTGGAATT  
CCCAGTGCCGAACACTACTCAGTCTTACGTCCGAGCTCTCACCATGGATAACAAAAAGA  
GAGTTGGATGGCGCTTTATAAGAATAGACA

***Ungaliophis continentalis***

AAGCTGCCCCAATGAAGGAAGTTAGTATCAGAGGACAAGGCAGCTTGGCTTATCCTG  
GTCTTCGGACCCAGGGAAATCTGGAGACCCTCAGTGGGCCCAACGATGCCACAAGA  
GGATTAACGTCTTTGGCGGACACTTTTGAACATGTCATTGAGGAGTTCCTGGATGAG  
CAGCAG???GTCATTCAGCCAGCAAGGAAAATAAAGATGCAGACTTGTACTCGTCCC  
GGGTGATGCTAAGCAGTCAAGTGCCTTTGGAGCCTCCCCTGCTCTTCTTGCTGAGG  
AGTATAAAAACTACTTGGATGCTGCAAACATGTCCATGAGGGTCCGGCGCCATTCTG  
ACCCAGCTCGCCGTGGGGAGCTGAGTGTGTGTGACAGTATTAGTGAGTGGGTGACA  
GCAGCTGAAAAAAGACTGCCGTAGACATGTCCGGAGCGACGGTTACAGTCCTGGA  
AAAAGTCCCAGTACCCAAAGGCCAACTGAAGCAATATTTTTATGAGACCAAGTGCAG  
CTCGAAGGGTTATGCAAAAGAAGGCTGTAGGGGCATAGACAAGAGGTACTGGAATT  
CCCAGTGCCGAACACTACTCAGTCTTACGTCCGAGCTCTCACCATGGATAACAAAAAGA  
GAGTTGGATGGCGCTTTATAAGAATAGACA

***Exiliboa placata***

AAGCTGCCCCAATGAAGGAAGTTAGTATCAGAGGACAAGGCAGCTTGGCTTATCCTG  
GTCTTCGGACACAGGGAAATCTGGAGACCCTCAGTGGGCCCAACGATGCCACAAGA  
GGATTAACGTCTTTGGCGGACACTTTTGAACATGTCATTGAGGAGCTCCTGGATGAG  
CAGGAG???GTCATTCAGCCAGCAAGGAAAATAAAGGATGCAGACTTGTACTCATCTC  
GGGTGATGCTAAGCAGTCAAGTGCCTTTAGAGCCTCCCCTGCTCTTCTTGCTCGAGG  
AGTATAAAAACTACTTGGATGCTGCAAACATGTCCATGAGGGTCCGGCGCCATTCTG  
ACCCTGCTCGCCGTGGGGAGCTGAGCGTGTGTGACAGTATTAGTGAGTGGGTGACA  
GCAGCTGAAAAAAGACTGCCGTAGACATGTCCGGAGCGACGGTTACAGTCCTGGA  
AAAAGTCCCAGTACCCAAAGGCCAACTGAAGCAATATTTTTATGAGACCAAGTGCAG  
CTCGAAGGGTTATGCAAAAGAAGGCTGTAGGGGCATAGACAAGAGGTACTGGAATT  
CCCAGTGCCGAACACTACTCAGTCTTACGTCCGAGCTCTCACTATGGATAACAAAAAGA  
GAGTCGGATGGCGCTTTATAAGAATAGACA

***Casarea dussumieri***

AAGCTGCCCCAATGAAGGAAGTTAGTATCAGAGGACAAGGCAGCTTGGCGTATCCT  
GGTCTTCGGACACAGGGAAGTCTGGAGACCCTCAGTGGGCCCAATGATGCCACAAG  
AGGATTAACATCTTTGGCAGACACTTTTGAACATGTCATTGAGGAGCTCCTGGATGA  
GCAGCAG???GTCATTCAGCCAGCAAGGAGAATAAAGGATGCAGACTTGTACTCATCT  
CGGGTGATGCTAAGCAGTCAAGTGCCTTTGGAGCCTCCCCTGCTCTTCTTGCTCGAG  
GAGTATAAAAACTACTTGGATGCGGCAAACATGTCCATGAGGGTCCGGCGCCATTCT  
GACCCTGCTCGCCGCGGGGAGCTGAGCGTGTGTGACAGTACGAGTGAGTGGGTGAC  
GGCAGCAGAAAAAAGACTGCAGTAGACATGTCCGGAGCAACGGTTACAGTCCTGG  
AAAAAGTCCCGGTACCCAAAGGCCAACTGAAGCAATATTTTTATGAGACCAAGTGA  
GCTCGAAGGGTTATGCAAAAGAAGGCTGTAGGGGCATAGACAAGAGGTATTGGAAT  
TCCCAGTGCCGAACACTACTCAGTCTTACGTCCGAGCTCTCACCATGGATAACAAAAAG  
AGAGTTGGATGGCGCTTTATAAGAATAGACA

***Tropidophis haetianus***

AAGCTGCCCCAATGAAGGAAGCTAGTATCAGAGGACAAGGCAGCTTGGCTTATCCTG  
GTCTTCGGGCTCAGGGAAATCTGGAAACCCTCGGTGGGCCCAATGATGCCACAAGA  
GGATTAACATCTTTGGCAGACACTTTTGAACATGTCATTGAGGAGCTACTGGATGAG  
CAGCAA??GTCATTCAGCCCAGCAAGGAAAACAAGGACGCAGACTTGTACTCAACTC  
GGGTGATGTTAAGCAGTCAGGTGCCTTTGGAGCCTCCCCTGCTCTTCCTGCTCGAGG  
AGTATAAAAACTACTTAGATGCTGCAAACATGTCCATGAGGGTCCGGCGCCATTCTG  
ACCCTGCTCGCCGTGGGGAGCTGAGCGTGTGTGACAGTACTAGTGAATGGGTGACA  
GCCGCTGAAAAAAGACTGCAGTAGACATGTCTGGAGCAACAGTTACAGTCCTGGAA  
AAAGTCCCAGTACCCAAAGGCCAACTGAAGCAATATTTTTTATGAGACCAAATGCAGC  
TTGAAGGGTTATGCAAAAGAAGGCTGTAGGGGCATAGACAAGAGGTACTGGAATTC  
CCAGTGCCGAACACTCAGTCTTACGTCCGAGCTCTCACCATGGATAACAAAAAGAG  
AGTTGGATGGCGCTTTATCAGAATAGACA

***Trachyboa boulengeri***

AAGCTGCCCCAATGAAGGAAGCTAGTATCAGAGGACAAGGCAGCTTGGCTTATCCTG  
GTCTTCGGGCTCAGGGAAATCTGGAAACCCTCAGTGGGCCCAATGATGCCACAAGA  
GGATTAACATCTTTGGCAGACACTTTTGAACATGTCATTGAGGAGCTACTGGATGAG  
CAGCAA??GTCATTCAGCCCAGCAAGGAAAACAAGGACGCAGACTTGTATTATCTC  
GGGTGATGCTAAGCAGTCAGGTGCCTTTGGAGCCTCCCCTGCTCTTCCTGCTTGAGG  
AGTATAAAAACTACTTGGATGCTGCAAACATGTCCATGAGGGTCCGGCGCCATTCTG  
ACCCTGCTCGCCGTGGGGAGCTGAGCGTGTGTGACAGTACTAGTGAGTGGGTGACA  
GCCGCTGAAAAAAGACTGCAGTAGACATGTCTGGAGCAACAGTTACAGTCCTGGAA  
AAAGTCCCAGTACCCAAAGGCCAACTGAAGCAATATTTTTTATGAGACCAAATGCAGC  
TTGAAGGGTTATGCAAAAGAAGGCTGTAGGGGCATAGACAAGAGGTACTGGAATTC  
CCAGTGCCGAACACTCAGTCTTACGTCCGAGCTCTCACCATGGATAACAAAAAGAG  
AGTTGGATGGCGCTTTATCAGAATAGACA

***Acrochordus granulatus***

AAGCTGCCCCAATGAAGGAAATTAGTATCAGAGGACAAGGCAGCTTGGCTTATCCTG  
GTCTTCAGACACAGGGAAATCTGGATACCCTCAGTGGGCCCAATGATGCCACCAGAG  
GATTAACATCTTTGGCAGACACTTTTGAACACGTCATTGAGGAGCTCCTGGATGAGC  
AGCAG??GTCATTCAACCCAGCAAGGAGAACAAGGATGCAGACTTGTATTATCTCG  
GGTGATGCTCAGCAGTCAAGTGCCTTTGGAGCCTCCTCTGCTCTTCCTGCTCGAGGA  
GTATAAAAACTACTTGGATGCTGCAAATATGTCCATGAGGGTTCGTCGCCATTCTGA  
CCCTGCTCGCCGTGGAGAGCTGAGTGTGTGTGACAGTACTAGTGAGTGGGTGACAG  
CAGCTGAAAAAAGACTGCAGTAGACATGTCCGGAGCAACAGTTACAGTCCTGGAAA  
AAGTCCCAGTGCCCAAAGGCCAACTGAAGCAATATTTTTTATGAGACCAAGTGCAGCA  
CAAAGGGTTATCCAAAAGAAGGCTGTAGGGGGCCATAACAAGAGGTACTGGAATTCC  
CAGTGCCGAACACTCAGTCTTACGTCCGCGCTCTCACCATGGATAACAAAAAAGA  
GTTGGATGGCGCTTTATAAGAATAGACA

***Xenodermus javanicus***

AAGCTGCCCCCATGAAGGAAGTTAGTATCAGAGGACAAGGCAGCTTGGCTTATCCTG  
GTCTTCGGACACAGGGAAATCTGGAGACCCTCAGTGGGCCCAATGATGCCACCAGA  
GGATTAACATCGTTGGCAGACACTTTTGAACATGTCATTGAGGAGCTCCTGGATGAA  
CAGCAG??GTCGTTTCAGCCCAGCAAGGAAAACAAGGATGCAGACTTGTATTATCAC  
GAGTGATGCTAAGTAGTCAAGTGCCCTTGAACCCCCCTCTACTGTTCTTACTCGAGG  
AGTACAAAAATTACTTGGATGCTGCAAACATGTCCATGAGGGTCCGGCGCCATTCTG  
ACCCTGCTCGCCGTGGAGAACTGAGTGTATGTGACAGTACTAGTGAGTGGGTGACC  
GCAGCTGAAAAAAGACTGCAGTAGACATGTCCGGAGCGACAGTTACGGTCCTGGA  
AAAAGTCCCTGTGCCCAAAGGCCAACTGAAGCAATATTTTTTATGAGACCAAGTGCAG  
CTCGAAGGGTTATGCGAAAGAAGGCTGCAGGGGCATAGACAAGAGGTACTGGAATT  
CCCAGTGCCGAACACTCAGTCTTACGTCCGCGCTCTCACCATGGATAACAAAAAAGA  
GAGTTGGGTGGCGCTTTATAAGAATAGACA

***Bitis arietans***

??  
??  
??  
??  
??

??  
??  
???

***Parias sumatranus***

??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
????

***Agkistrodon contortrix***

AAGCTGCCCCCATGAAGGAAGTTAGTATCAGAGGACAAGGCAGCTTGGCTTATCCTG  
GTCTTCGGACACAGGGAAATCTGGAGACCCTGAGTGGGCCCAATGATGCCACCAGA  
GGATTAACATCTTTGGCAGACACTTTTGAACACGTCATTGAGGAGCTCCTGGATGAA  
CAGCAG???GTCATTCAGCCCAGCAAGGAAAAACAAGGATGCAGACTTGTACTCATCAC  
GAGTGATGCTAAGCAGTCAAGTGCCTTTGGAGCCTCCTCTGCTTTTCCTGCTCGAGG  
AGTATAAAAACTACTTGGATGCTGCAAACATGTCCATGAGGGTCCGGCGCCATTCTG  
ATCCTGCTCGCCGTGGGGAGCTGAGCGTGTGTGACAGTACTAGTGAGTGGGTGACA  
GCAGCTGAAAAAAGACTGCAGTAGACATGTCCGGAGCAACGGTTACAGTCCTGGA  
AAAAGTCCCAGTGCCCAAAGGCCAACTGAAGCAATATTTTTATGAGACCAAGTGCAG  
CGCGAAGGGTTATGCAAAAGAAGGCTGTAGGGGCATAGACAAGAGGTACTGGAATT  
CCCAGTGCCGAACACTACTCAGTCTTACGTCCGCGCTCTCACCATGGATAACAAAAAGA  
GAGTTGGATGGCGCTTTATAAGAATAGACA

***Crotalus durissus***

??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
????

***Bothrops alternatus***

??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
????

***Azemiops feae***

AAGCTGCCCCCATGAAGGAAGTTAGTATCAGAGGACAAGGCAGCTTGGCTTATCCTG  
GTCTTCGGACACAGGGAAATCTGGAGACCCTCAGTGGGCCCAATGATGCCACCAGA  
GGATTAACATCTTTGGCAGACACTTTTGAACACGTCATTGAGGAGCTCCTGGATGAG  
CAGCAGCAGGTCATTCAGCCCAGCAAGGAAAAACAAGGATGCAGACTTGTACTCATCA  
CGAGTGATGCTAAGCAGTCAAGTGCCTTTGGAGCCTCCTCTGCTTTTCCTGCTCGAG  
GAGTATAAAAACTACTTGGATGCTGCAAACATGTCCATGAGGGTCCGGCGCCATTCT  
GACCCTGCTCGCCGTGGGGAGCTGAGCGTGTGTGACAGTACTAGTGAGTGGGTGAC  
AGCAGCTGAAAAAAGACTGCAGTAGACATGTCCGGAGCAACGGTTACAGTCCTGG  
AAAAAGTCCCAGTGCCCAAAGGCCAACTGAAGCAATATTTTTATGAGACCAAGTGCAG  
GCACGAAGGGTTATGCAAAAGAAGGCTGTAGGGGCATAGACAAGAGGTACTGGAAT  
TCCCAGTGCCGAACACTACTCAGTCTTACGTCCGCGCTCTCACCATGGATAACAAAAAG  
AGAGTTGGATGGCGCTTTATAAGAATAGACA

***Atractaspis sp***

??

*Bungarus fasciatus*

*Dendroaspis polylepis*

*Naja nivea*

*Cacophis squamulosus*

*Micrurus fulvius*

*Lycophidion capense*

478

GTCTTCGGACACAGGGAAATCTGGAGACCCACAGTGGGCCCAATGATGCCACCAGA  
GGATTAACATCTTTGGCTGACACTTTTGAACATGTCATTGAGGAGCTCCTGGACGAG  
CAGCAG??GTCATTCAACCCAGCAAGGAAAATAAAGGATGCAGACTTGTACTCATCAC  
GGGTGATGCTAAGCAGTCAAGTGCCTTTGGAGCCTCCTCTGCTTTTCCTGCTCGAGG  
AGTATAAAAACTACTTGGATGCTGCAAACATGTCCATGAGGGTCCGGCGCCATTCTG  
ACCCTGCTCGCCGTGGGGAGCTGAGTGTGTGTGACAGTACTAGTGAGTGGGTGACA  
GCAGCTGAAAAAAGACTGCAGTAGACATGTCCGGAGCAACGGTTACAGTCCTGGA  
AAAAGTCCCAGTGCCCAAAGGCCAACTGAAGCAATATTTTATGAGACCAAGTGCAG  
CACGAAGGGTTATGCAAAAGAAGGCTGTAGGGGCATAGACAAGAGGTACTGGAATT  
CCCAGTGCCGAACACTACTCAGTCTTACGTCCGCGCTCTCACCATGGATAACAAAAAGA  
GAGTTGGATGGCGCTTTATAAGAATAGACA

***Macrelaps microlepidotus***

??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
????

***Mehelya capensis***

??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
????

***Nerodia rhombifer***

??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
????

***Natrix natrix***

AAGCTGCCCCCATGAAGGAAGTTAGTATCAGAGGACAAGGCAGCTTGGCTTATCCTG  
GTCTTCGGACACAGGAAAATCTGGCGGCCCTCAGTGGGCCCAATGATGCCACCAGA  
GGATTAACATCTTTGGCAGACACTTTTGAACATGTCATTGAGGAGCTCCTGGACGAG  
CAGCAG??GTCATTCAACCCAGCAAGGAAAATAAAGGATGCAGACTTGTACTCATCAC  
GGGTGATGCTAAGCAGTCAAGTGCCTTTGGAGCCTCCTCTGCTTTTCCTGCTCGAGG  
AGTATAAAAACTACTTGGATGCCGCGAACATGTCCATGAGGGTCCGGCGCCATTCTG  
ACCCTGCTCGCCGTGGGGAGCTGAGTGTGTGTGACAGTACTAGTGAGTGGGTGACA  
GCAGCTGAAAAAAGACTGCAGTAGACATGTCTGGAGCAACAGTTACAGTCCTGGAA  
AAAGTCCCAGTGCCCAAAGGCCAACTGAAGCAATATTTTATGAGACCAAGTGCAGC  
ACGAAGGGTTATGCAAAAGAAGGCTGTAGGGGCATAGACAAGAGGTACTGGAATTC  
CCAGTGCCGAACACTACTCAGTCTTACGTCCGCGCTCTCACCATGGATAACAAAAAGAG  
AGTTGGATGGCGCTTTATAAGAATAGACA

***Diadophis punctatus***

AAGCTGCCCCCATGAAGGAAGTTAGTATCAGAGGACAAGGCAGCTTGGCTTATCCTG  
GTCTTCGGACACAGGGAAATCTGGGGACCCTCAGTGGGCCCAACGATGCCACCAGA  
GGATTAACATCTTTGGCAGACACTTTTGAACATGTCATTGAGGAGCTCCTGGACGAG  
CAGCAG??GTCATCCAACCCAGCAAGGAAAATAAAGGATGCAGACTTGTACTCATCCC  
GGGTGATGCTAAGCAGTCAAGTGCCTTTGGAGCCTCCTCTGCTTTTCCTGCTCGAGG  
AGTATAAAAACTACTTGGATGCCGCAAACATGTCCATGAGGGTCCGGCGCCATTCTG



ACCCTGCTCGGCGTG GGGAGCTGAGCGTGTGTGACAGTACTAGTGAGTG GGTGACA  
GCAGCTGAAAAAAGACTGCAGTAGACATGTCCGGAGCAACGGTTACAGTCCTGGA  
AAAAGTCCCAGTGCCCAAAGGCCAACTGAAGCAATATTTTTATGAGACCAAGTG CAG  
CACGAAGGGTTATGCAAAAGAAGGATGTAGAGGCATAGACAAGAGGTACTGGAATT  
CCCAGTGCCGAAGTACTCAGTCTTACGTCCGCGCTCTCACCATGGATAACAAAAAGA  
GAGTTGGATGGCGCTTTATAAGAATAGACA

***Lampropeltis getula***

AAGCTGCCCCCATGAAGGAAGTTAGTATCAGAGGACAAGGCAGCTTGGCTTATCCTG  
GTCTTCGGACACAGGGAAATCTGGAGACCCTCAGTGGGCCCAATGATGCCACCAGA  
GGATTAACATCTTTGGCAGACACTTTTGAACATGTCATTGAGGAGCTCCTGGATGAG  
CAGCAG??GTCATTCAACCCAGCAAGGAAAATAAGGATGCAGACTTGTACTCATCAC  
GGGTGATGCTAAGCAGTCAAGTGCCTTTGGAGCCTCCTTTGCTTTTCCTGCTCGAGG  
AGTACAAAACTACTTGGATGCCGCAAACATGTCCATGAGGGTCCGGCGCCATTCTG  
ACCCTGCTCGCCGTGGGGAGCTGAGCGTGTGTGACAGTACTAGTGAGTG GGTGACA  
GCAGCTGAAAAAAGACTGCAGTAGACATGTCCGGAGCAACGGTTACAGTCCTGGA  
AAAAGTCCCAGTGCCCAAAGGCCAACTGAAGCAATATTTTTATGAGACCAAGTG CAG  
CACGAAGGGTTATGCAAAAGAAGGCTGTAGGGGCATAGACAAGAGGTACTGGAATT  
CCCAGTGCCGAAGTACTCAGTCTTACGTCCGCGCTCTCACCATGGATAACAAAAAGA  
GAGTTGGATGGCGCTTTATAAGAATAGACA

***Philodryas baroni***

??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
???

***Leptodeira annulata***

??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
???

***Neurotrofina (NTF3)***

***Mosasaurus hoffmanni***

??  
??  
??  
??  
??  
??  
???

***Lanthanotus borneensis***

??  
??  
??  
??  
??  
???

***Dibamus novaeguineae***

??

[illegible]

??  
??  
??????

**Taxón A**

??  
??  
??  
??  
??  
??????

**Taxón B**

??  
??  
??  
??  
??  
??????

***Leptotyphlops humilis***

ATCCAGTCTACCAGCATGGATCAAGGGAGTTTACAAGAAGATTCCATGAATTCTCTT  
CTTAGAACGATAATTCAAGCAGACATTTGAAAAAATAAGGTATCTAAGCCGATGGCT  
GGTACCAAGGATGACCTTCAGACCACAGTG??AAGAAAACAGACGCTGAAGCCAATG  
AGATTGCTAACAAAAATATGAGATT??GGGTGTCCACCCTTTTCTGTGTCAGTGGATAC  
AGAACTATTAAGGCAGCAGAGACGGTTTAGTTCTCCCCGGGTCTCTTGAGTGAAAA  
TACCCCTCTGGAGCCCCCACCCTTGTATCTGATGGAGGATCCCATGGTACTGAACCG  
AACATCTCGCCGGAAGAGGTTTGCTGAAGGGAAGAGCCACCGTGGGGAATATTCTG  
TGTGTGACAGCGAAAGCCGATGGGTGACGGACAAATCCTCTGCTGTTGACATAAGG  
GGGCACCAGGTGACT

***Typhlops jamaicensis***

ATCCAGTCTACCAGCATGGATCAAAGGAGTTTATCAGATGATTCCATGAATTCTTTG  
ATTAAAACACTTATTCAAGCAGACATTTGAAAAAATAAGTTATCTAAGCAGACGGCT  
GTAACAAAGGATGATGTCCAGACCACAGTG??AAGAGAAACAAGGCTGAACCAGATG  
CAGCTGCTCATAAAAAATATTAGATT??GGATGTCAAGCCTGTTATTTTCAGTGGATACA  
GAATTATTGAGGCAGCAGAGACGGTTTAGCTCCCCCGGGTCTCTTGAGTGAAAAT  
ACCCCTCTGGAGCCCCCGCCTTTGTATCTGATGGAAGACCCACGATGCTGAACCGG  
ACATCTCGCCGGAAGGTTTGCTGAAGGGAAGAGCCACCGCGGGGAATACTCCGT  
GTGTGACAGTGAGAGCCGATGGGTACGGACAAATCCTCTGCGGTTGACATAAGAG  
GACATCAGGTGACG

***Liotyphlops albirostris***

??  
??  
??  
??  
??  
??????

***Anilius scytale***

ATCCAGTCTACCAGCATGGATCAAGGGAGTTTATCAGAAGATTCCATGAATTCTTTT  
ATTAGAACACTTATTCAAGCTGGCATTGAAAAAATAAGGTCCCTAGGCAGATGACC  
AGAACTCAGGATGGCATTCAAACCATAGTG??AAGAAAACCGAGGATGAACCAGATG  
CAACTGCAAGCAAAGATATTAGTTT??GGGTTTCCAGCCCATCGTTTCAATGGATGC  
AGAATTACTGAGGCAGCAGAGACGCTTCAGTTCCCCCGGGTGCTCTTGAGTGAAAA  
TACCCCCCTGGAGCCCCCTCCCTTGTATCTGATGGAGGAGCCCATGGTGCTGAACCG  
AACGTCTCGCCGGAAGAGGTTTGCTGAAGGGAAGAGCCACCGTGGGGAGTACTCTG  
TGTGTGACAGCGAGAGCCGATGGGTACGGACAAATCTTCCGCTGTTGACATAAGA  
GGGCACCAAGTGACT

***Anomochilus leonardi***

??  
??  
??

??  
??  
??????

***Cylindrophis ruffus***

ATCCAGTTTACCAGCATGGATCAAGGGAATTTATCAGAAGATTCCATGAATTCTTTTA  
TTAGAACACTTATTCAAGCTGGCATTGGAATAAAGGTCCCTAAGCAGACGGCCA  
GAACTAAGGATGGCACACAAACCACAGTG??AAGAAAACCAAGGCTGAACCAGATGT  
GATTGCCAACAAAGATC??GGTT??GGGTTTCCAGCCCATCGTTTCAGTGATGCAG  
AATTGCTGAGGCAGCAGAGACGCTTCAGTTCTCCCCGGGTGCTCTTGAGTGAAAATA  
CCCCTCTGGAGCCCCCTCCCTTGTATCTGACAGAGGAGCCCATGGCGCTGAACCGGA  
CGTCTCGCCGGAAGAGGTTTGCCGAAGGGAAGAGCCACCGTGGGGAGTACTCTGTG  
TGCGACAGCGAGAGCCGATGGGTACACAGACAAGTCATCGGCCGTTGACATCAGAGG  
GCACCAGGTGACT

***Uropeltis melanogaster***

ATCCGATATACCAGCATGGATCAAGGGAGTGTATCAGAAGATTCCATGAATTCTTTT  
ATTAGCACACTTATTCAAGCCGGCATTGGAATAAAGGTCCCTAAGCAGACGGCC  
AGAGCTAAGGATGGCGCGCAAACGGCAGTG??AAGAAAACCGAGGCTGAACCAGAA  
GTGATGGCCACCACGA?ATTAGATT??GGGGTTCCAGCCCATCGTTTCAGTGGATG  
CAGAATTACTGAGGCCGAGAGACGCTTCAGTTCCCCCGGGTGCTCTTGAGTGAAA  
ATACCCCTCTGGAGCCCCCTCCTTTGTACCTGACGGAGGAGCCC?TAGTGCTGAACC  
GAACGTCTCGCCGGAAGAGGTTTGCTGAGGGGAAGAGCCACCGTGGGGAGTACTCT  
GTGTGCGACAGCGAGAGCCGATGGATCACGGACAAATCGTCTGCTGTTGACATCAG  
AGGGAACCAGGTGACA

***Xenopeltis unicolor***

ATCCAGTCTACCAGCATGGATCAAGGGAGTTTATCAGAAGATTCCATGAATTCTTTT  
ATTAGAACATTTATTCAAGCTGGCATTGGAATAAAGGTCCCTAAGCAGGCGGCC  
AGAACGAAGGATGGCACGCAAACCACAGCA??AAGAAGACTGAGGCCGAACCGGAG  
GCGACTGCAAACAAAGATTTTCAACT??GGGTTTCCAGCCTGTCTGTTTCGGTGGATG  
CGGAGTTACTGAGGCAGCAGAGACGCTTCAGTTCCCCCGGGTGCTCTTGAGTGAA  
AATACCCCTCTGGAGCCCCCTCCTTTGTACCTGATGGAGGAGCCCATGGTGCTGAAC  
CGAACGTCTCGCCGGAAGAGGTTTGCCGAGGGGAAGAGCCACCGCGGGGAGTACTC  
TGTGTGCGACAGCGAGAGCCGGTGGGTGACGGACAAATCCTCCGCTGTGACATCC  
GAGGGCACCAGGTGACC

***Loxocemus bicolor***

ATCCAGTCTACCAGCATGGATCAAGGCAGTTTATCAGAAGATTCCATGAATTCTTTTA  
TTAGAACACTTATTCAAGCTGGCATTGGAATAAAGGTCCCTAAGCAGACGGCCA  
GAACGAAGGATGGCATGCAGACCACAGTG??AAGAAGACCGAGGCTGAACCAGATG  
T????????????????CAGACT??GGGCTTCCAGCCCATTGTTTCGGTGGATGCAGAA  
CTGAGGCAGCAGAGACGCTTCAGTCTCCCCCGGGTGCTCTTGAGTGAAAATACCCCT  
CTGGAGCCCCCTCCCTTGTATCTGATGGAGGAGCCCATGGTGCTGAACCGAACGTCT  
CGCCGGAAGAGGTTTGCTGAAGGGAAGAGCCACCGCGGGGAGTACTCCGTGTGCGA  
CAGCGAGAGCCGATGGGTACGGACAAGTCCTCCGCTGTTGACATAAGAGGGCACC  
AGGTGACT

***Python molurus***

??  
??  
??  
??  
??  
??????

***Boa constrictor***

ATCCAGTCTTCCAGCATGGACCAAGGGATTTTAACAGAAGATTCCATGAATTCTTTTA  
TCAGAACACTGATTCAAGCTGGCATTGGAATAAAGGTCCCTAAGCAGACGGCCA  
GAACCAAGGATGGCATGCAAACCACAGTG??AAGAAGACCGAGGCTGAAGCAGATG  
CGAGGGCAAGCCAAGATACCAGGTT??GGGTTTCCAGCCCATCGTCTCAGTGGATGT  
CGAATTGCTGAGGCAGCAGAGGCGCTTCAGTTCCCCCGGGTGCTCCTGAGCGAAA  
ACACCCCTCTGGAGCCCCCTCCCTGTACCTGACGGAGGAGCCCGTGGTGCTGAAC  
AGAACGTCTCGCCGGAAGAGG????GAAGGGAAGAGCCACCGCGGGGAGTACTCTG

TGTGCGACAGCGAGAGCCGGTGGGTACGGACAAATCCTCTGCTGTTGACATACGA  
GGGCACCAGGTGACT

***Eryx miliaris***

??  
??  
??  
??  
??  
???????

***Lichanura trivirgata***

??  
??  
??  
??  
??  
???????

***Ungaliophis continentalis***

??  
??  
??  
??  
??  
???????

***Exiliboa placata***

ATCCAGTCTACCAGCATGGACCAAGGGATTTTAACAGAAGATTCCATGAATTCTTTT  
ATCAGAACATTGATTCAAGCTGGCATTGGAAGAACAAGGTCCCTAAGCAGACGGCC  
AGAACCAAGGATGGCATGCAAACACAGTG??AAGAAGACCGAGGCTGAAGCAGAT  
GCGATGGCAAGCAAAGGTACCAGATT??GGGTTTCCAGCCCGTTGTTTCGGTGGATG  
CCGAATTACTGAGGCAGCAGAGACGCTTCAGTTCCCCCGGGTGCTCTTGAGTGAAA  
ACGCCCCCTCTGCAGCCCCCTCCCTTGTAACCTGACGGAGGAGCCCACGGTGTGTAACC  
GAACGTCCCGCCGGAAGAGG????GAAGGGAAGAGCCACCGCGGGGAGTACTCTGT  
CTGCGACAGCGAGAGCCGGTGGGTACGGACAAATCCTCCGCCGTCGACATAGGAG  
GGCACCCAGGGCCA

***Casarea dussumieri***

ATCCAGTCTACCAGCATGGATCCAGGGAGTTTATCAGAAGATTCCATGAATTCTTTT  
ATTAGGACACTCGCTCAAGCTGGCATTGGAAGAAATAAGGTCCTTAGGCAGACGGCC  
AGAGCTAAGGATGGCATGCCAACACAGAG??AAGAAAACCGAGGCGGAACCAGAC  
GCGACGGCCAGCCAAGGCGGCCGACG??GGGTTTCCAGCCCATCGTTTCGGTGGAC  
GCAGAGCTACTGAGGCAGCAGAGACGCTTCAGTCCCCCGGGTGCTCTTGAGTGAA  
AAATACCCCTCTGGAGCCCCCTCCCTTGTAACCTGATGGAGGAGCCCATGGTGCTGAA  
CCGACGTCTCGCCGGAAGAGGTTTGCGGAAGGGAAGACCCACCGAGGGGAGTACT  
CCGTGTGTGACAGCGAGAGCCGGTGGGTACGGACAAATCCTCCGCTGTTGACATA  
AGAGGACACCAGGTGACT

***Tropidophis haetianus***

ATCCAGTCTACCAGCATGGATCAAGGGAGTTTATCAGAAGATTCCATGAATTCTTTT  
ATTAGAACACTTATTCAAGCTGGCATTGGAAGAAATAAGGTCCTTAGGCAGACGGCC  
AGAATAAGGATGGCATTGAAACCACAGTG??AAGAAAACCGAGGCTGAACCAGATG  
TGATTGCAAGCAAAGATATTAGACT??GGGTTTCCAGTCCATCGTCTCAGTGGATGC  
AGAATTACTGAGGCAGCAGAGACGCTTCAGTTCCCCCGGGTACTCCTGAGTGAGAA  
TACCCCCCTGGAGCCCCCTCCCTTGTAACCTGATGGAGGAGCCCATGGTGCTGAACCG  
AACGTCTCGCCGGAAGAGGTTTGCTGAAGGGAAGAGCCACCGTGGGGAGTACTCTG  
TGTGTGACAGCGAGAGCCGATGGGTACGGACAAATCCTCCGCTGTTGACATAAGA  
GGGCACCAGGTGACT

***Trachyboa boulengeri***

ATCCAGTCTACCAGCATGGATCAAGGGAGTTTATCAGAAGATTCCATGAATTCTTTT  
ATTAGAACACTTATTCAAGCTGGCATTGGAAGAAATAAGGTCCTTAGGCAGACGGCC  
AGAATAAGGATGGCATTGAAACCACAGTG??AAGAAAACCGAGGCTGAACCAGATG  
CGATTGCAAGCAAAGATATTAGACT??GGGTTTCCAGTCCATCATTTCAGTGGATGC

AGAATTACTGAGGCAGCAGAGACGCTTCAGTTCTCCCCGGGTACTCTTGAGTGAGAA  
TACCCCCCTGGAGCCCCCTCCCTTGTATCTGATGGAGGAGCCCATGGTGCTGAACCG  
AACATCTCGTCGGAAGAGGTTTGTCTGAAGGGAAGAGCCACCGTGGGGAGTACTCCG  
TGTGTGACAGCGAGAGCCGATGGGTACGGACAAATCCTCTGCTGTTGACATAAGA  
GGGCACCAAGTGACT

***Acrochordus granulatus***

ATCCAATCGACCAGCATGGATCAAGGGAGTTTATCAGAAGATTCCATGAATTCTTTT  
ATTAGAACACTTATTCAAGCTGGCATTGGAACCAAGGTCCCTAAACAGACAGCC  
AGAGCTAAGGATGGCATGCAAACACAGTG??AAGAAAGCCAAGGCTGAATCAGAT  
GTGATTGCAAACCAAGATATTAGATT??GGGTTTCCAGCCTGTTGTCTCAGTAAATG  
CAGAATTACTGAGGCAGCAGAGACGCTTCAGTTCGCCCCGGGTTCTCCTGAGTGAAA  
ATACGCCCCCTGGAGCCCCCTCCCTTGTATCTGATGGAGGAGCCCATGGTGCTGAACC  
GAACATCTCGCCGGAAGAGGTCTACTGAAGGGAAGAGCCATCGTGGGGAGTATTCA  
GTGTGTGACAGCGAGAGCCGATGGGTACGGACAAAACCTCCGCTGTTGACATAAG  
AGGGCATCAGGTGACT

***Xenodermus javanicus***

??  
??  
??  
??  
??  
??  
??????

***Bitis arietans***

??  
??  
??  
??  
??  
??  
??????

***Parias sumatranus***

??  
??  
??  
??  
??  
??  
??????

***Agkistrodon contortrix***

??  
??  
??  
??  
??  
??  
??????

***Crotalus durissus***

??  
??  
??  
??  
??  
??  
??????

***Bothrops alternatus***

??  
??  
??  
??  
??  
??  
??????

***Azemiops feae***

ATCCAATCGACCAGCATGGATCAAGGGAGTTTATCAGAAGATTCCATGAATTCTTTC  
CTTAGGACACTGATTCAAGCTGGTATTTGGAAAAACAAGGTCCCCAAGCAGACGGCC  
AGAACCAAGGACGGCGTGCCAACCACAGGG??AGGGAAAACGAGGCTGAAG?AGAG  
GTGACTACAAGCCAAGATATTCGATTTTC?GGTTTCCGGCCTATCGTTTCGCTGGATG  
CGGAATTACTGAGGCAGCAGAGACGCTTTCAGTTCTCCCCGGGTCTCCTGAGTGAAA  
ATGCCCCCTGGAGCCCCCTCCTTTGTATCTGATGGAGGAGCCCATGGTGCTGAACC  
GAACGTCTCGCCGGAAGAGGCATACGGAAGGGAAGACCCACCGTGGGGAATACTCT  
GTGTGTGACAGCGAGAGCCGATGGGTACGGACAAAACGTCCGCGGTTGACATCCG  
AGGACACCAGGTGACT

***Atractaspis sp***

??  
??  
??  
??  
??  
????????

***Bungarus fasciatus***

??  
??  
??  
??  
??  
???????

***Dendroaspis polylepis***

??  
??  
??  
??  
??  
???????

***Naja nivea***

??  
??  
??  
??  
??  
???????

***Cacophis squamulosus***

??  
??  
??  
??  
??  
???????

***Micrurus fulvius***

ATCCAATCGACCAGCATGGACCAAGGGAGTTTATCAGAAGATTCCATGAATTCTTTC  
CTCAAAACGTTGATTCAAGCTGGCATTTGGAAAAACACCATCCCCAAGCTGGGGGCC  
CGAACGAAGGACGGCGTGCCGACCGCTGGG??AGGAAAACCGAGGCCGGACCGGAG  
TTGACGACAAGCCAAGATACTAAATT??GGGTTTCCAGCCCCTCGTTTCGTTGGATG  
CCGAATTTCTGAGGCAGCAAAGACGCTTTCAGTTCTCCCCGGGTGCTCCTGAGTGAAA  
ACACCCCGCTGGAACCCCTCCTTTGTATCTGACGGAGGAGCCCCTGGTGCTGAACC  
GAACGTCTCGCCGGAAGAGGTACACGGAAGGGAACCCACCGCGGGGAATATTCC  
GTGTGCGACAGCGAGAGCCGATGGGTGACAGACAAAACGTCTGCGGTGGACATCCG  
AGGACACCAGGTGACT

***Lycophidion capense***

??  
??

??  
??  
??  
??????

***Macrelaps microlepidotus***

??  
??  
??  
??  
??  
??  
??????

***Mehelya capensis***

??  
??  
??  
??  
??  
??  
??????

***Nerodia rhombifer***

??  
??  
??  
??  
??  
??  
??????

***Natrix natrix***

ATCCAATCGACCAGCATGGACCAAGGGAGTTTATCAGAAGATTCCATGAATTCTTTC  
CTTAAAACATTGGTTCAAGCTGGCATTGGAAGGACAAGATCCCCAAGCAGACGGCC  
AGAACGAAGGACGGCGTGCCAACCACAGTGGTGAAGAAAACCGAGGTTGATCCAGA  
GTTGACTACAAACCAAGATATCCGTTT??GGGTTTCCAGCCCGTCATTTCGTTGGAT  
GCAGAATTACTGAGGCAGCAGAGACGCTTCAGTTCTCCCCGGGTACTCCTGAGTGAA  
AATACCCCCCTGGAGCCCCCTCCCTTGATCTGAGGAGGCCATGGTGTTGAAC  
CGAACGTCGCGCCGGAAGAGGTATTCTGAAGGGAAAACCCACCGCGGGGAATATTC  
GGTGTGCGACAGCGAGAGCCGATGGGTCACGGACAAAACATCAGCGGTGGACATCC  
GAGGGCACCAGGTGACT

***Diadophis punctatus***

ATCCAATCGACCAGCATGGACCAAGGVAGTTTATCAGAAGATTCCATGAATTCTTTC  
CTTAAAACGTTGATTCAAGCTGGCATTGGA AAAACAAGATCCCCAAGCAGACGGAC  
AGA ACTAAGGACGGCGGGCCAACCACAGTG??AGGAAAACCGAGGTTGAACCAGAG  
TCGACTGCGAGCCAAGATATCAGATT??GGGTTTCCAGCCCGTCGTTTCGTTGGATG  
CAGAATTACTGAGGCAGCAGAGACGGTTCAGTTCTCCCCGGGTACTCCTGAGTGAAA  
ACACCCCCCTGGATCCCCCTCCTTTGTATCTGATGGAGGAGCCCATGGCGCTGAACC  
GAACGTCTCGCCGGAAGAGGTATACTGAAGGGAAAACCCACCGCGGGGAATATTCT  
GTGTGTGACAGCGAGAGCCGATGGGTCACGGACAAAACGTCCGCTGTGGACATCCG  
AGGACATCAGGTGACT

***Lampropeltis getula***

ATCCAGTCGACCAGCATGGACCAAGGGAGTTTATCAGAAGATTCCATGAATTCTTTC  
CTTAAAACACTGATTCAAGCTGGCATTGGA AAAACAAGATCCCCAAGCAGACGGCC  
AGA ACTAAGGA?GGCGTGCCAACCACAGTG??AAGAAAAGCGAGGTGGAACCAGAGT  
TGACCACCAGCCAAGATATTAGATT??GGGTTTCCAGCCCGTCGTTTC?TTGGATGCT  
GAATTACTGAGGCAGCACAGACGGTTCAGTTCTCCCCGGGTCTCCTGAGTGAAAAT  
ACCCCCCTGGAACCCCCCTCCCTTGATCTGATGGAGGAGCCCATGGTGCTGAACCGA  
ACGTCTCGCCGGAAGAGGTATACTGAAGGGAAAACCCACCGCGGGGAATATTCCGT  
GTGCGACAGCGAGAGCCGATGGGTCACGGACAAAACATCCGCTGTGGACATCCGAG  
GACACCAGGTGACT

***Philodryas baroni***

??  
??



*Leptodeira annulata*

### *Pinina (PIN)*

[illegible][illegible]

٥  
 ٦  
 ٧  
 ٨  
 ٩  
 ١٠  
 ١١  
 ١٢  
 ١٣  
 ١٤  
 ١٥  
 ١٦  
 ١٧  
 ١٨  
 ١٩  
 ٢٠  
 ٢١  
 ٢٢  
 ٢٣  
 ٢٤  
 ٢٥  
 ٢٦  
 ٢٧  
 ٢٨  
 ٢٩  
 ٣٠  
 ٣١  
 ٣٢  
 ٣٣  
 ٣٤  
 ٣٥  
 ٣٦  
 ٣٧  
 ٣٨  
 ٣٩  
 ٤٠  
 ٤١  
 ٤٢  
 ٤٣  
 ٤٤  
 ٤٥  
 ٤٦  
 ٤٧  
 ٤٨  
 ٤٩  
 ٥٠  
 ٥١  
 ٥٢  
 ٥٣  
 ٥٤  
 ٥٥  
 ٥٦  
 ٥٧  
 ٥٨  
 ٥٩  
 ٦٠  
 ٦١  
 ٦٢  
 ٦٣  
 ٦٤  
 ٦٥  
 ٦٦  
 ٦٧  
 ٦٨  
 ٦٩  
 ٧٠  
 ٧١  
 ٧٢  
 ٧٣  
 ٧٤  
 ٧٥  
 ٧٦  
 ٧٧  
 ٧٨  
 ٧٩  
 ٨٠  
 ٨١  
 ٨٢  
 ٨٣  
 ٨٤  
 ٨٥  
 ٨٦  
 ٨٧  
 ٨٨  
 ٨٩  
 ٩٠  
 ٩١  
 ٩٢  
 ٩٣  
 ٩٤  
 ٩٥  
 ٩٦  
 ٩٧  
 ٩٨  
 ٩٩  
 ١٠٠

488

*Najash rionegrina*

*Dinilysia patagonica*

### *Pachyrhachis problematicus*

*Haasiophis terras Sanctus*

*Eupodophis descouensi*

489



AGAGAGTGTGGAGGTTAAGG?????AGAATGACAGGCAGGCAGAAAACCAAGGTGAG  
GATGTTATTCTAGCGAAAAGAAGT?????TGAAAGTATTTCAGCCAGTAGATGGTG  
ACAGGATGTGATGGAAATTAATGAGGCAGATTGCACAGAGCCATTAGAAA?????????  
????ATGAAAATAGCACAGAAGTGGAACCAGAAATGGAATGTAATGCTCAACCAGAAC  
AGGAGGGACCTATTGCTGCTTTGGAAAAAGAGGAACCCAGCAAGCCAGAACTGAA  
GCTGAACCAGAGGAGGCAGAAGAGAAGGAGCCTGAATCCATTCCAGTATCAGAGGC  
TGAGGCCAGCCTCAGTCAGAGTCTGTGATTTGGCCACAGCCTCTGCCACTTTTGG  
ATTTAATCAAGACCAAGAGCCTCAGTTAGACAAAGAAGAATCTGTAGTATCTGAAAA  
ACTGCCTGAAATTCAGGCAGACCAGGTCCAGGCAGTAAGTGTAGAAATCAAAAACAA  
AATTAGCAGCAGAAGCAGGGGTAGAACAAAGAAACAAAGCCAGTAAGAGTCGAAGCC  
GGAGTACTAGTAGTAGTACTAGTTCTACTAGTTCTACAAGTAGTAGCAGTGGCAGCA  
GTTCTAGCAGTGGCACCAGTAGTAGCCGGAGTAGTTCTAGCAGCAGCAGCAGCAGT  
GGAAGTAGCAGTCGAGAAAGTAGTAGCAGTTCTAGTAGCAGTGAGAGCAGAAGTCG  
AAGCAGAGGGAGAGGACACAACAGGGATAGAAAGCGTAGGAGGAGTTTGGATCGAA  
AGCGAAGGGATAATTCAGGAGTAGACAGAAGTCACAAGTCCTCGAAAGGTAGCAGA  
AGAGATGCA

***Typhlops jamaicensis***

GGGGAGATAGAACAGGAAGAGGAAGAGCCAAAAGAGGAAATGGAAGTTAAAGTAGA  
AGAGGGTGCAGAGGGTCAAG?????AGAATGGCAGGCAGCCAGATAACCAAGGAGAG  
GATGTGGTGCTAGTGAAAGAAGG?????????TGGCAGTGTTTCAGCCAGTAGATGGTGAG  
CAAGATGTGATGGAAATTAATGAGGCAGATTGTACAGAGCCATTAGAAA?????????????  
??ATGAAAATAGCACAGAAGTGGAACCGGAAGTGGAATGTAATGCCCA?CCAGAACAG  
GAGGGGCGGATGGCTCCCTTGACAAAGAGGAGCCAGCAAGCCGGAAGTCGAAGC  
TGAACCAGAGGAGGCAGAACAGAAGGAGCCTGAATCCATGCCAGTGTCCGAGGGGG  
AGGCCAGCCTCAGTCAGAGTCTGTGATTTGGCCACAGCCTCTGCCGCTTTTGGAAAT  
CCGCTCAAGATCAAGAGCCTCAGTTAGACAAAGAAGACTCGGTAGTGCCGGAAAAA  
CTGCCTGAAATTCAGGCAGACCAAGTCCAGGCAGTCACTGTGGAATTAAGAACAAA  
ATTAGGAGCAGAAGCCGGGGGAGAGGGAGAAACAAAGCCAGTAAGAGTCGAAGTAG  
GAGTACTAGTAGTAGTACTAGTAGTACTAGTCTTACAAGTAGTAGCAGTGGCAGCAG  
TTCTAGTAGTGGCACCAGTAGTAGCCGGAGTAGTTCCAGCAGCAGCAGCAGCAGTG  
GAACTACCAGTCGAGAAAGTAGCAGTAGTTCTAGTAGCAGTGAGAGCAGGAGTAGA  
AGCAGAGGGCGGGGACACAATAGGGATAGAAAACATAGAAGGAGTTTGGAGCGGAA  
GCGAAGGGATAATTCAGGAGTAGACAGAAGTCACAAATCTTCAAAAAGTAGCAGAA  
GAGATGCA

***Liotyphlops albirostris***

??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
??

***Anilius scytale***

GGGGAAATAG?????AAGAGGAAGAGCAAAAAGAGGAAATTGAGATTAAAGTAGAAG  
AGGGAGCTGAAGTTAAAG?????AGAAAGACAGGCAGACAGAAAACCAAAGTGAGGA  
TGTTGAGCGAGTGAAAGGAGAAG?????GTGAAGGTATTTCAGCCAGTGGATGGTGAG  
CAGGATGTGATGGAAATTAATGAGGCAGATTGTACAGAGCCCTTAGAAA?????????????  
??ATGAAATTAGCACAGAAGTTGAACCAGAAATGGAATGTAATGCTCAGCCAGAAC  
GGAGGGGCCCTATTGTTGCCCTAGAAAAAGAGGAACCCAGCAAGCCAGATATTGAAG  
CTGAACCAGAGGAGGCAGAAGAGAAGGAGCCTGAATCTGGTCCAGTACTGGAGGCT  
GAGGTCCAGCCTCAGTCAGAGTCTGTGATTTGGCCACAGCCTTTGCCACTTTTGGAA  
TCCGCTCAAGACCAGGAGCCAGAGTTAGACAAAGAA??TCTTTAGTGTCTGAAAAGC

*Anomochilus leonardi*

*Cylindrophis ruffus*

*Uropeltis melanogaster*

*Xenopeltis unicolor*

492

*Loxocemus bicolor*

*Python molurus*

*Boa constrictor*

493

AACCAGCAGTCGGGAGAGTAGTAGTAGTTCTAGTAGCAGTGAGAGCAGAAAGTCGAA  
GCAGGGGACGAGGACACAATAGAGATAGAAAGCATAGAAGGAGTTTGGAAACGGAAG  
CGAAGGGATAATTCAGGAGTAGACAGAAGTCACAAGTCTTCAAAAGGTAGCAGAAG  
AGATGCA

***Eryx miliaris***

??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
??

***Lichanura trivirgata***

GGGGAGATAGAA????GAGGAAGAGGAAAAAGAGGAAATGGAGGTTAAAGTAGAAG  
AGGGAGCTGAAGTTAAAG????AGAATGACAGGCAGACAGATAACCAAAGTGAAGAT  
ACTGAGCTAGTGAAAGGAGAAG????GTGAAGGTATTCAGCCAGTAGATGGTGAGCA  
GGATGTGATGGAAATTAATGAGACAGATTGTACAGAGCCATTAGAAA????????????A  
TGAAATTAGCACAGAAGTTGAGCCAGAAATGGAATGTAACGCTCAACCAGAACAGGA  
AGGGCTTATTGTTGCCCTGGAAAAAGAGGAGCCCAGCAAGCCAGAAGCTGAAGCTG  
AACCAGAGGAGGCAGAAGAGAAGGAGCCTGAGTCCATTCCAGTATTGGAGGCTGAG  
GTCCAGCCTCAGGCAGAGTCTGTGATTTGGCCACAGCCTTTGCCACTTTTAGAATCC  
ACTCAGGACCAAGTGCCACAGTTAGACAAAGAA??TCTCT?GTGTCTGAAAAGCTGC  
CTGATATACAGGCAGATCAAGTCCAGGCAGTAACCTGTAGAAATTA AAAACAAAATTA  
GGAGCAGAAGCAGGGGTAGAGCAAGAAACAAAACCAGTAAGAGTCGGAGTCGGAGT  
ACTAGTAGTAGCACTAGTAGTACTAGCTCTACAAGTAGTAGCAGTGGCAGCAGTTCT  
AGCAGTGGTACAAGCAG?AGTCGGAGCAGTTCCAGCAGCAGCAGCAGCAGTGGAAC  
CAGCAGCCGGGAGAGTAGTAGTAGTTCTAGTAGCAGTGAGAGCAGAAGTCGAAGCA  
GGGGACGAGGACACAATAGAGATAGAAAGCATAGAAGGAGTTTGGAAACGGAAGCGA  
AGGGATAATTCAGGAGTAGACAGAAGTCACAAGTCTTCAAAAGGTAGCAGAAGAGA  
TGCA

***Ungaliophis continentalis***

GGGGAGATAGAA????GAGGAAGAGGAAAAAGAGGAAATGGAGGTTAAAGTAGAAG  
AGGGAGCTGAAGTTAAAG????AGAATGACAGGCAGACAGATAACCAAAGTGAAGAT  
ACTGAGCTAGTGAAAGGAGAAG????GTGAAGGTATTCAGCCAGTAGATGGTGAGCA  
GGATGTGATGGAAATTAATGAGACAGATTGTACAGAGCCATTAGAAA????????????A  
TGAAATTAGCACAGAAGTTGAGCCAAAAATGGAATGTAATGCTCAACCAGAA????G  
GGCTTATTGTTGCCCTGGAAAAAGAGGAGCCCAGCAAGCCAGAAGTTGAAGCTGAA  
CCAGAGGAGGCAGAAGAGAAGGGGCCTGAATCCATTCCAATATCAGAGGCTGAGGT  
CCAGCCTCAGGCAGAGTCTGTGATTTGGCCACAGCCTTTGCCACTTTTGGAGTCCAC  
TCAAGACCAAGCACCACAGTTAGACAAAGAA??TCTCTAGTGTCTGAAAAGCTGCCT  
GAAATACAGGCAGATCAAGTCCAGGCAGTAACCTGTAGAAATTA AAAACAAAATTAGG  
AGCAGAAGCAGGGGTAGAGCAAGAAACAAAACCAGTAAGAGTCGAAGTCGGAGTAC  
GAGTAGTAGCACTAGTAGTACTAGCTCTACAAGTAGTAGCAGTGGCAGCAGTTCTAG  
CAGTGGTACAAGCAGTAGTCGGAGCAGTTCCAGCAGCAGCAGCAGCAGTGGAACCA  
GCAGCCGGGAGAGTAGTAGTAGTTCTAGTAGCAGTGAGAGCAGAAGTCGAAGCAGG  
GGGCGAGGACACAATAGAGATAGAAAGCATAGGAGGAGTTTGGAAACGGAAGCGAAG  
GGATAATTCAGGAGTAGACAGAAGTCACAAGTCTTCAAAAGGTAGCAGAAGAGATG  
CA

***Exiliboa placata***

GGGGAGATAGAACAGGAAGAGGAAGAGGAAAAAGAGGAGATGGAGGTTAAAGTAG  
AAGAGGGAGCTGAAGTTAAAG????AGAATGACAGGCAGACAGATAACAAAAGTGAA

*Casarea dussumieri*

*Tropidophis haetianus*

*Trachyboa boulengeri*

495



*Acrochordus granulatus*

*Xenodermus javanicus*

*Bitis arietans*

496

***Parias sumatranus***

??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
??

***Agkistrodon contortrix***

GGGGAGATAGAACAGGAAGAGGAAGAGCAAAAAGAGGAAATGGAAGTTAAAGTAGA  
AGAGGAAGCTGAAGTTAAAG?????AGAATGACAGGCAGACAGATAACCCAACTGAGG  
AAGTTGAGGTAGCGAAGGGAGAAA?????GTGAAGGTATTCAGCCAATAGATGGTGAG  
CAGGATGTAATGGAATCAATGAGACAGATTGTACAGAGCCGTTAGAAACAGAGCC  
GTTAGAAAATGAAATTAGCACAGAGGTTGAACCAGAAGTGGAATGTAATGCTCAGCC  
AGAACAGGAAGGGCTCATTGTGGTCCTTGAAAAAGAGGAACCCCAACAAGCCAGAAG  
TTGATGCTGAACCAGAGGAGTCAGAAGAGAAGGAGCCTGAATCCATTCCAGTATCG  
GAGGCTGAGGTCCAGCCTCAGTCAGAGTCTGTGATTTGGCCACAGCCTTTGCCACTT  
TTGGAATCCACTCAAGAGCAAGCACCACAATTAGACAAAGAA??GCTCTAGTGTCTG  
AAAAGCTGCCTGAAATACAGGCAGATCAAGTGCTGGCAGTAAGTGTAGAAATTA  
ACAAAATTAGGAGCAGAAGCAGGGGTAGAGCAAGAAACAAAACAGTAAGAGTCGA  
AGTCGGAGTACTAGTAGTAGCACTAGTAGTACTAGTTCTACAAGTAGTAGCAGTGGG  
AGCAGTTCTAGCAGTGGTACAAGCAGTAGTCGGAGCAGTTCCAGCAGCAGCAGTAG  
CAGTGGTACTAGTAGTCGAGAAAGTACTAGTAGTTCTAGCAGCAGTGAGAGTAGAAG  
TCGAAGCAGGGGGCGAGGACATAATAGAGATAGAAAGCATAGAAGGAGTTTGGAAC  
GGAAGCGAAGGGACAATTACAGGAGTAGATAGAAGTCACAAGTCTTCAAAGGTAGC  
AGAAGAGATGCA

***Crotalus durissus***

??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
??

***Bothrops alternatus***

??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
??

***Azemiops feae***

GGGGAGATAG?????AAGAGGAAGAGCAAAAAGAGGAAATGGAAGTTAAAGTAGAAG  
TGGAAGCTGAAGTTAAAG?????AGAATGACAGGCAGACAGATAACGCAACTGAGGAA

*Atractaspis* sp

*Bungarus fasciatus*

*Dendroaspis polylepis*

*Naja nivea*

498

??  
??  
??  
??  
??

***Cacophis squamulosus***

??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
??

***Micrurus fulvius***

GGGGAGATAGAAATGGAAGAGGAAGAGCAAAAAGAGGAAATGGAAATTAAAGTAGA  
AGAGGAAGCTGAAGTTAAAG????AGAATGACAGGCAGACAGATAACCAGATTGAGG  
AAGTTGAGCTAGTGAAAGGAGAAA????GTGAAGGTATTCAGCCAATAGATGGTGAG  
CAGGATATAATAGAAATTAATGAGACAGATTGTACAGAGCCATTAGAAA????????????  
??ATGAAATTAGCACAGAGATTGAACCAGAAATGGAATGTAATACACAGCCAGAACA  
GGAAGGGCCTACAGTTGCCCTGGAAAAAGAGGAACCCAGCAAGCCAGAAGTTGATG  
CTGAGCCAGAGGAGTCAGAAGAGAAGGAGCCTGAATCCATTCCGATATCAGAGGCT  
GAGGTCCAGCCTCAGTCAGAGTCTGTGATTTGGCCACAGCCTTTGCCACTTTTGGAA  
TCCACTCAAGACCAAGCGCCACAATTAGACAAAAGAA??TCTCTAGTGTCTGATAAGC  
TGCCTGAAATGCAGGCAGATCAAGTCCAGGCAGTAAGTGTAGAAGTTAAAAACAAAG  
TTAGGAGCAGAAGCAGAGGTAGAGCAAGAAACAAAACCAGTAAGAGTCGAAGTCGG  
AGTACTAGTAGTAGCACTAGTAGCACTAGTTCTACAAGTAGTAGCAGTGGGAGCAGT  
TCTAGCAGTGGTACAAGCAGTAGTCGGAGCAGTTCCAGCAGCAGCAGTAGCAGTGG  
TACTAGTAGTCGAGAAAGTACTAGTAGTTCAAGTAGCAGTGAGAGTAGAAGTCGAAG  
CAGGGGGCGAGGACATAATAGAGATAGAAAGCATAGAAGGAGTTTGGAACGGAAGC  
GAAGGGACAATTCAGGAGTAGATAGAAGTCACAAGTCTTCAAAAGGTAGCAGAAGA  
GATGCA

***Lycophidion capense***

GGGGAGATAGAACAGGAAGAGGAAGAGCAAAAAGAGGAAATGGAAGTTAAAATAGA  
AGAGGAAGTTGAACTTAAAG????TGAATGACAGGCAGACAGATAACCAGACTGAGG  
AAGTTGAGCTAGTGAAAGGAGAAA????GTGATGGTATTCAGCCAATAGACGGTGAG  
CAGGATATAATGGAATTAACGAGACAGATTGTACAGAGCCATTAGAAA????????????  
??ATGAAATTAGCACAGAGGTTGAACCAGAAATGGAATGTAATGCACAGCCAGAACA  
GGAAGGGCCTACAGTTGCCCTGGAAAAAGAGGAACCCAGCAAGCCAGAAGTTGATG  
CTGAGCCAGAGGAGTCAGAAGAGAAGGAGCCTGAATCCATTCCAGTATCAGAGGCT  
GAGGTCCAGCCTCAGTCAGAGTCTGTGATTTGGCCACAGCCTTTGCCATTTTTTGGAA  
TCCACTCAAGACCAAGCGCCACAATTAGATAAAGAA??TCTCTAGTGTCTGAAAAGC  
TGCCTGAAATGCAGGCAGATCAAGTCCAGGCAGTAAGTGTAGAAGTTAAAAACAAAA  
TTAGGAGCAGA????GGTAGAGCAAGAAACAAAACCAGTAAGAGTCGAAGTCGGAG  
CACTAGTAGTAGCACTAGTAGTACTAGTTCTACAAGTAGTAGCAGTGGGAGCAGTTC  
TAGCAGTGGTACAAGCAGTAGTCGAAGCAGTTCTAGCAGCAGCAGTAGCAGTGGTA  
CTAGTAGTCGAGAAAGTTCTAGTAGTTCAAGTAGCAGTGAGAGTAGAAGTCGAAGCA  
GGGGGCGAGGTCATAATAGAGATAGAAAGCATAGGAGGAGTTTGGAACGGAAGCGA  
AGGGACAATTCAGGAGTAGATAGAAGTCACAAGTCTTCAAAAGGTAGCAGAAGAGA  
TGCA

***Macrelaps microlepidotus***

??

??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
??

***Mehelya capensis***

??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
??

***Nerodia rhombifer***

??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
??

***Natrix natrix***

GGGGAGATAGAACAGGAAGAGGAAGAGCAAAAAGAGGAAATGGAAGTTAAAGTAGA  
AGAGGAAGCAGAAATTAAAG?????AGAATGACAGGCAGCCAGATAACCAAACCTGAGG  
AAGTTGAGCTAGTGAAAGGAGAAA?????GTGAAGGTATTCAGCCAATAGACGGTGAG  
CAGGATGTAATGGAATTAATGAGACAGATTGTACAGAGCCATTAGAAA???????????  
??ATGAAATTAGCACAGAGGTTGAACCAGAAATGGAATATAATGCACAGCCAGAACCA  
GGAAGGGCCTACGGTTGCCCTGGA AAAAGAGGAACCCAGCAAGCCAGAAGTTGATG  
CTGAGCCAGAGGAGTCAGAAGAGAAGGAGCCTGAATCCATTCCAGTCTCAGAGTCT  
GAGGTGCAGCCTCAGTCAGAGTCTGTGATTTGGCCACAGCCTTTGCCCTTTTGGA  
TCCACTCAAGACCAAGTGCCACCATTAGACAAAGAA??TCTCTAGTGTCTGAAAAGC  
TGCCTGAAATGCAGGCAGATCAAGTCCAGGCAGTAAGCGTAGAAACTAAGAACAAA  
ATTAGGAGCAGAAGCAGAGGTAGGGCAAGAAACAAAACCAGTAAGAGTCGAAGTCG  
GAGTACTAGTAGTAGCACTAGTAGTACTAGTTCTACAAGTAGTAGCAGTGGGAGTAG  
TTCTAGCAGTGGGACAAGCAGTAGTCGGAGCAGTTCCAGCAGCAGCAGTAGCAGTG  
GTACTAGTAGTCGAGAAAGTTCTAGTAGTTCTAGTAGCAGTGAGAGTAGAAGTCGAA  
GCAGGGGGCGAGGGCATAATAGAGATAGAAAGCATAGGAGGAGTTTGGAACGGAAG  
CGAAGGGACAATTACAGGAGTAGATAGAAGTCACAAGTCTTCAAAAGGTAGCAGAAG  
AGATGCA

***Diadophis punctatus***

GGGGAGATAGAACAGGAAGAGGAAGAGCAAAAAGAGGAAATGGAAGTTAAAGTAGA  
AGAGGAAGCTGAAGTTAAAG?????AGAATGACAGGCAGACAGATAGCCAAACCTGAG  
GAAGTTGAGCTAGTGAAAGGAGAAA?????GTGAAGGTATTCAGCCAATAGATGGTGA  
GCAGGATGTAGTGGAATTAATGAGACAGATTGTACAGAGCCATTAGAAA???????????  
AGATGCA

*Lampropeltis getula*

*Philodryas baroni*

*Leptodeira annulata*

501







TCTGGGTTGCCAATAAAAACCACAGCAACGGACATCAAAGGCAAACAGGTTACTGTGA  
TGGTGGATGTAAACCTTAATAATAATGCCTACAAACAGTACTTTTTTTGAGACCAAATG  
CAGAGACCCTAAACCAGTATCCAGTGGATGCAGAG

***Typhlops jamaicensis***

GGGGTCACCTGCAACATCTGACATTTCTGAAACCAGCTCGACTATATCTCACCATGT  
TCTGAAAACACATCTACATGAAGATCAGAACCATCCTGTTCTTAGGAAGGCAGAGGA  
CAGAGAAACTGGGTCAGCAGCAAACATCATTGTGGATCCAAAGCTTTTTTCAGAAGAG  
GCGATTTTCAGTCACCTAGAGTTTTATTTCAGCACTCAGCCCCCTCCTTTGTCAAACGAT  
GGGCAAAGCGTGGAGCTCCTGGACAGCACAGACTCTCTTAGTAGAAATATCAGGGC  
CAAGCGTGCCATTACCCCGTGCATAACCGAGGGGAATATTCTGTATGTGACAGTGT  
CAGTTTCTGGGTTGGCAATAAAAACCACGGCAACAGACATCAAAGGCAAACGGGTGA  
CTGTGGTGGTGGATGTAAACCTTTAATAACAATACTTATAAGCAATACTTTTTTTGAGAC  
CAAGTGCAGAGATCCTAAACCAGTATCCAGTGGGTGCAGAG

***Liotyphlops albirostris***

GGGGTCTCCTGCAACATCTGACATTTCTGAAACCAGCTGTACTAAAACTCACCATGT  
TCTGAAAACGTCTAGAAACAGAGATCAGAGCCTTCTTGTTCTTAGGAAGGCAGAGGA  
CAGAGAAACTGAGTCAACAGCAAACATCATTGTGGATCCAAAGCTTTTTTCAGAAGAG  
GCGGTTCCAGTCTCCTCGTGTGTTTTGTTTCAGCACTCAGCCCCCTCCTTTGTCAAGTGAT  
GGGCAAAGCATGGAGTTCCTGGACAGCACAGACTCTCTTAATAGGAATATCCGGGGC  
AAGCGTGCAGCTCATCCTGTACATAACCGAGGGGAGTATTCTGTATGTGACAGTGTG  
AGTGTCTGGGTTGCCAATAAAAACCACAGCAACGGACATCAAAGGCAAACAGGTGACT  
GTAATGGTGGATGTAAACCTTAATAACAATGCCTACAAACAGTACTTTTTTTGAAACCA  
AGTGCAGAGACCCTAAGCCAGTATCCAGTGGGTGCAGAG

***Anilius scytale***

GGGCTCCCCTTCAACGTCTGACCTTTCTGAAACCAGCTGGACTAAAACTCAACATGT  
TCTGAAAACATCTCGACACAGAGATCAGAACCATCCTGCTCCTAGGAAGGCAGAGCA  
TCAAGAAACTGGGTCAGCTGCAGACATCATTGTGGATCCAAAGCTTTTTTCAGAAGAG  
GCGGTTCCAGTCACTCCTCGTGTGTTCTGTTTCAGCACTCAGCCCCACCTTTGTCAAGAGA  
TGGACAAAGTGTGGAGTTCCTGGACAGTGCAGGACTCTCTTAATAGGAATATCCGGGGC  
CAAACGTGCAGCTCATCCTGTGCATAACCGAGGGGAGTATTCTGTATGTGACAGTGT  
CAGTGTCTGGGTTGCCAACAAAACCACAGCAACGGACATCAAAGGCAAACAGGTGA  
CTGTGATGGTGGATGTAAACCTTAATAACAATGCCTACAAGCAGTACTTTTTTTGAGA  
CCAAGTGCAGAGATCCAAAACCAGTATCGAGTGGGTGCAGAG

***Anomochilus leonardi***

??  
??  
??  
??  
??  
??  
????????????????????????????????????

***Cylindrophis ruffus***

GGGCTCCCCTGCAACGTCTGACCTTTCTGAGACCAGCTGGACTAAAAGTCATCATGT  
TCTGAAAACATCTCGACACAGAGATCATAACCATCCTGCTCCTAGGAAGGCAGAGGA  
TCGAGAAACTGGGTCAGCAGCAAACATCATTGTGGATCCAAAGCTTTTTTCAGAAGAG  
GCGGTTCCAGTCACTCCTCGTGTGTTCTGTTTCAGCACTCAGCCCCACCTTTGTCAAGTGA  
TGGGCAAAGTGTGGAGTTCCTGGACAGTGCAGACTCTCTTAATAGGAATATCCGGGGC  
CAAACGTGCAACTCATCCCGTGCATAACCGAGGGGAGTATTCTGTGTGTGACAGTGT  
CAGCGTCTGGGTTGCCAACAAAACCACAGCAACGGACATCAAAGGCAAACAGGTGA  
CTGTGATGGTGGATGTAAACCTTAATAACAATGCCTACAAGCAGTACTTTTTTTGAGA  
CCAAGTGCAGAGATCCAAAACCAGTATCAAGTGGGTGCAGAG

***Uropeltis melanogaster***

??

??  
??  
??  
??  
??

***Xenopeltis unicolor***

GGGCTCCCCTACAACATCTGAGCTTTCTGAAACCAGCTGGACTAAAACTCACCATGT  
TCTGAAACCATCTCGACACAGAGATCAGAACCATCCTGCTTCTAGAAAGGCAGATGA  
TCAAGAAACTGGGTCAGCAGCAAACATCATTGTGGATCCAAAGCTTTTTCAGAAGAG  
GCGGTTCCAGTCACCTCGTGTTCCTGTTTCAGCACTCAGCCCCACCTTTGTCAAGAGA  
TGGGCAAATGTGGAGTTCCTGGACAATGCAGACTCTCTTAACAGGAATTTCCGGGC  
CAAACGTTCAACTCATCCTGTGCATAACCGAGGGGAGTATTCTGTGTGTGACAGTGT  
CAGTGTCTGGGTTGCCAACAAAACCACAGCAACAGACATCAAAGGCAAACAGGTGA  
CTGTGATGGTGGATGTAAACCTTAATAACAATGCCTACAAGCAGTATTTTTTTGAGA  
CCAAGTGTAGAGATCCAAAACCAGTATCCAGTGGGTGCAGAG

***Loxocemus bicolor***

GGGCTCCCCTGCAACATCTGACCTTTCTGAAACCAGCTGGACTAAAACTCACCATGT  
TCTGAAAACATCTCAACACAGAGATCAGAACCATCCTGCTCCTAGGAAGGCAGAGGA  
TCAAGAAACTGAGTCAGCAGCAAACATCATTGTGGATCCAAAGCTTTTTCAGAAGAG  
GCGGTTCCAGTCACCTCGCGTCCTGTTTCAGCACTCAGCCCCCGCCTTTGTCAAGAGA  
TGGGCAAAGTGTGGAGTTCCTGGACAGCGCAGACTCTCTTAATAGGAATATCCGGGC  
CAAACGTGCAACTCATCCTGTGCATAACCGAGGGGAGTATTCTGTGTGTGATAGTGT  
CAGCGTCTGGGTTGCCAACAAAACCACAGCAACAGACATCAAAGGCAAACAGGTGA  
CTGTGATGGTGGATGTAAACCTTAATAACAATGCCTACAAGCAGTACTTTTTTTGAGA  
CCAAGTGCAGAGATCCAAAACCAGTATCGAGTGGTTGCAGAG

***Python molurus***

GGGCTCCCCTGCAACATCTGACCTTTCTGAAACCAGCTGGACTAAAACTCACCATGT  
TCTGAAAACATCTCAACACAGAGATCAGAACCATCCTGCTCCTAGGAAGGCAGAGGA  
TCAAGAAACTGGGTCAGCAGCAAACATCATTGTGGATCCAAAGCTTTTTCAGAAGAG  
GCGGTTCCAGTCACCTCGTGTTCCTGTTTCAGCACTCAGCCCCACCTTTGTCAAGAGA  
TGGCCAAAGTGTGGAGTTCCTGGACAGCGCAGACTCTCTTAATAGGAATATCCGGGC  
CAAACGTGCAACTCATCCTGTGCATAACCGAGGGGAGTATTCTGTGTGTGATAGTGT  
CAGCGTCTGGGTTGCCAACAAAACCACAGCAACGGACATCAAAGGCAAACAGGTGA  
CTGTGATGGTGGATGTAAACCTTAATAACAATGCCTATAAGCAGTACTTTTTTTGAGA  
CCAAGTGCAGAGATCCAAAACCAGTATCAAGTGGGTGCAGAG

***Boa constrictor***

GGGCTCCCCTGCAACGTCTGGCCTTTCTGAAACCAGCTGGACTAAAACTCACCATGT  
TCTGAAAACATCTCGACGCAGAGATCAGAACCATCGCGCTCCTAGGAAGGCAGAGG  
ATCGTGAAGCCAGGTCAGCAGCAAACATCATTGTGGATCCAAAGCTTTTTCAGAAGA  
GGAGGTTCCAGTCACCTCGTGTTCCTTTCAGCACTCAGCCCCACCTTTGTCAAGAG  
ATGGACAAAGTGTGGAGTTCCTGGATAGTGCAGACTCTCTTAATAGGAATACCCGGG  
CCAAACGTGCAACTCATCCTGTGCATAACCGGGGGGAGTATTCTGTGTGTGACAGTG  
TCAGCGTCTGGGTTGCCAACAAAACCACAGCAACGGACATCAAAGGCAAACAGGTG  
ACTGTGATGGTGGATGTAAACCTTAATAACAATGCCTACAAGCAGTACTTTTTTTGAG  
ACCAAGTGCAGAGATCCAAAACCAGTACCGAGTGGGTGCAGAG

***Eryx miliaris***

??  
??  
??  
??  
??  
??

***Lichanura trivirgata***

GGGCTCCCCTGCAACGTCTGACCTTTCTGAAACCAGCCGGACTAAAACTCACCATGT  
TCTGAAAACATCTCGACATAGAAATCAGAACCATCCTGCTCCTAGGAAGGCAGAGGA  
TCGAGAAGCCGGGTCAGCAGCAAACATCATTGTGGATCCAAAGCTTTTTCAGAAGAG  
GCGGTTCCAGTCACCTCGTGTTCCTGTTTCAGCACTCAGCCCCACCTTTGTCAAGAGA

TGGACAGGGTGTGGAGTTCCTAGACAGTGCAGACTCTCTTAATAGGAATACCCGGGC  
CAAGCGTGAAGCTCATCCTGTGCATAACCGAGGGGAGTATTCTGTGTGTGACAGTGT  
CAGCGTCTGGGTTGCCAACAAAACCACAGCAACGGACATCAAAGGCAAACAGGTGA  
CTGTGATGGTGGATGTAAACCTTAATAACAATGCCTACAAGCAGTACTTTTTTGAGA  
CCAAGTGCAGAGATCCAAAACCAGTACCAAGTGGGTGCAGAG

***Ungaliophis continentalis***

GGGCTCCCCTGCAACGTCTGATCTTTCTGAAACCAGCTGGACTAAAACTCACCATGT  
TCTGAAAACATCTCGACACAGAAATCAGAACCATCCTGCTCCTAGGAAGGCAGAGGA  
TCAAGAAGCCGGGCCAGCAGCAAACATCATTGTGGATCCAAAGCTTTTTCAGAAGAG  
GCGGTTCCAGTCACCTCGTGTCTGTTCAGCACTCAGCCCCACCTTTGTCAAGAGA  
TGGACAAAAGTGTGGAGTTCCTGGACAGTGCAGACTCTCTTAATAGGAATACCCGGGC  
CAAACGTGAAACTCATCCTGTGCATAACCGAGGGGAGTATTCTGTGTGTGACAGTGT  
CAGCGTCTGGGTTGCCAACAAAACCACAGCAACGGACATCAAAGGCAAACAGGTGA  
CTGTGATGGTGGATGTAAACCTTAATAACAATGCCTACAAGCAGTACTTTTTTGAGA  
CCAAGTGCAGAGATCCAAAACCAGTACCAAGTGGGTGCAGAG

***Exiliboa placata***

GGGCTCCCCTGCAACGTCTGACCTTTCTGAAACCAGCTGGACTAAAACTCGCCATGT  
TCTGAAAACATCTCGACACAGAGATCAGAACCATCCTGCTCCTAGGAAGGCAGAGGA  
TCGAGAAGCCGGGTCAGCAGCAAACATCATTGTGGATCCAAAGCTTTTTCAGAAGAG  
GCGGTTCCAGTCACCTCGTGTCTGTTCAGCACTCAGCCCCACCTTTGTCAAGAGA  
TGGACAAAAGTGTGGAGTTCCTGGACAGTGCAGACTCTCTTAATAGGAATACCCGGGC  
CAAACGTGAAACTCATCCTGTGCATAACCGAGGGGAGTATTCTGTGTGTGACAGCAT  
CAGCGTCTGGGTTGCCAACAAAACCACAGCAACGGACATCAAAGGCAAACAGGTGA  
CTGTGATGGTGGATGTAAACCTTAATAACAATGCCTACAAGCAGTACTTTTTTGAGA  
CCAAGTGCAGAGATCCAAAACCAGTACCAAGTGGGTGCAGAG

***Casarea dussumieri***

GGGCTCCCCTGCAACATTTGACCTTTCTGAAACCAGCTGGACTAAAACTCACCATGT  
TCTGAAAACATCTCAACGCAGAGATCAGAACCACCCTGCTCCTAGGAAGGCAGAGGA  
TCGAGAAACTGGGTCAGCCGCAAACATCATTGTGGATCCAAAGCTTTTTCAAAGAG  
GCGTTTCCAGTCACCTCGTGTCTGTTCAGCACTCAGCCCCACCTTTGTCAAGAGA  
TGGGCAAAGTGTGGAGTTCCTGGACAGTGCAGATTCTCTTAATAGGAATATCCGGGC  
CAAACGTTCAACTCATCCTGTGCATAACCGAGGGGAGTATTCTGTGTGTGACAGTGT  
CAGCGTCTGGGTTGCCAACAAAACCACAGCAACGGACATCAAAGGCAAACAGGTGA  
CTGTGATGGTGGATGTAAATCTTAATAACAATGCCTATAAGCAGTACTTTTTTGAGAC  
CAAATGCAGAAATCCAAAACCAGTACCTAGTGGGTGCAGAG

***Tropidophis haetianus***

GGGCTCCCCTGCAACTTCTGACCTTTCTGAAACCAGCGGGACTAAAACTCACCATGT  
TCTGAAAACGTCTCTACACAGACATCCTAACCATCCTGCTCCTAGGAAGACAGAGGA  
TCGAGAAACTGGGTCAGCAGCAAACATCATTGTGGATCCAAAGCTTTTTCAGAAGAG  
GCGGTTCCAGTCACCTCGTGTCTGTTCAGCACTCAGCCCCACCTTTGTCAAGAGA  
TGAGCAAAGTGTG?AGTTTCTGGACGCTGCAGACTCTCCTAATAGGAATATCCGGGC  
CAAACGTGCAACTCATCCTGTGCATAACCAAGGGGAATATTCTGTGTGTGATAGTGT  
CAGCGTCTGGGTTGCCAATAAAAACCACAGCAACGGACATCAAAGGCAAACCGGTGA  
CTGTGAGGGTAGATGTAAACCTTAATAACAATGCCTACAAGCAGTACTTTTTTGAAA  
CTAAGTGCAGAAATCCAAAACCGGTATCAAGTGGGTGCAGAG

***Trachyboa boulengeri***

GGGCTCCCCTGCAACTTCTGACCTTTCTGAAACCAGCAGGACTAAAACTCACCATGT  
TCTGAAAACGTCTCCACACAGACATCCTAACCATCCTGCTCCTAGGAAGACAGAGGA  
TCGAGAAACTGGGTCAGCAGCAAACATCATTGTGGATCCGAAGCTTTTTCAGAAGAG  
GCGGTTCCAGTCACCTCGTGTCTGTTCAGCACTCAGCCCCACCTTTGTCAAGAGA  
TGAGCAAAGTGTGGAGTTTCTGGATGCTGCAGACTCTCCTAATAGGAATATCCGTGC  
CAAACGTGCAACTCATCCTGTGCATAACCAAGGGGAATATTCTGTGTGCGATAGTGT  
CAGTGTCTGGGTTGCCAACAAAACCACAGCAACGGACATCAAAGGCAAACCGGTGA  
ATGTGATGGTAGATGTAAACCTTAATAACAATGCCTACAAGCAGTACTTTTTTGAGA  
CTAAGTGCAGAAATCCAAAACCGGTATCAAGTGGGTGCAGAG

***Acrochordus granulatus***

GGGCTCCCCTGTAACATCTGACCTTTCTGAAACCAGCTGGACTAAAAGTCACCATGT  
TCTGAAAACATCTCGACATAGAAATCAAACCATCCTGCTCCTAGGAAGGCAGAGAA

TCAAGAAACTGGCTCAGCAGCAAATATCATCGTGGATCCAAAGCTTTTTTCAGAAGAG  
GCGGTTCCAGTCGCCTCGTGTCTGTTTCAGCACTCAGCCCCACCTTTGTCAAGAGA  
TGAGCAAAGTGTGGAGTTCCTGGATAGTGCAGACTCTATTAATAGAAATGTCCGGGC  
CAAACGTGCAACTCATCCTGTACATAACCGAGGGGAGTATTCTGTGTGTGACAGTGT  
CAGTGTGTTGGGTTGCCAACAAAACCACAGCAACGGACATCAAAGGAAAACAGGTGA  
CTGTGATGGTGGATGTAAACTTTAATAACAATGCCTATAAGCAGTACTTTTTTGAGAC  
CAAGTGCAGAGATCCAAAACCTGTATCAAGTGGGTGCAGAG

***Xenodermus javanicus***

GGGCTCCCCTGCAACATCTGACCTTTCTGAAACCAGCTATACTAAAACTCACCAAGT  
TCTGAAAACATCTCAACACACAGATCAGAACCATCCTGCTGCTAGGAAAGCA??GAT  
CAAGAAATTGGGTGAGCAGCAAATATCATTGTGGATCCAAAGCTTTTTTCAGAAGAGG  
CGGTTCCAGTCACCTCGTGTCTGTTTCAGCACTCAGCCCCACCTTTGTCAAGAGAT  
GGGCAAAGTTTGGAGATCCTAGACAGTGCAGACACTCTTAATAGGAATATCCGAGCT  
AAACGTGAAACTCATCCTGTGCATAACCGAGGGGAATATTCTGTGTGTGACAGTGTG  
AGTGTGTTGGGTTGCTAACAAAACCAGAGCAACGGACATCAAAGGCAAACCAGTGA  
GTGATGGTGGATGTAAACCTTAATAACTCTGCCTATAAGCAGTACTTTTTTGAGACC  
AAGTGCAGCAATCCAAAACCAGTACCGAGTGGGTGTAGAG

***Bitis arietans***

??  
??  
??  
??  
??  
??  
??

***Parias sumatranus***

??  
??  
??  
??  
??  
??  
????????????????????????????????????

***Agkistrodon contortrix***

GGGGTCCCCTGCAACATCTGACCTTTCTGACACCAGCTGTGCTAAAACTCATGAGGC  
TCTGAAAACATCTCGAAACATAGATCAGCACTATCCTGCTCCTAAAAAGGCAGAGGA  
TCAAGAATTTGGGTGAGCAGCAAACATCATTGTGGATCCAAAGCTTTTTTCAGAAGAG  
GCGGTTCCAGTCGCCTCGTGTGTTTGTTCAGCACTCAGCCCCACCATTGTCAAGAGA  
TGAGCAAATGTGGA????????CAATGCAAACCTCTCTTAATAGGAATATCCGGGCCAA  
ACGTGAAGATCATCCTGTGCATAACCGAGGGGAATATTCTGTGTGTGACAGTGTCAA  
TGTTTGGGTTGCCAACAAAACCACAGCAACGGACATCAGAGGCAATGTGGTGACTGT  
GATGGTGGATGTAAACATTAATAACAATGTCTACAAGCAGTACTTTTTTGAGACCA  
GTGCAGAAATCCAAACCCAGTACCAACTGGGTGCAGGG

***Crotalus durissus***

??  
??  
??  
??  
??  
??  
????????????????????????????????

***Bothrops alternatus***

??  
??  
??  
??  
??  
??  
????????????????????????????????

***Azemiops feae***

GGGGTACCCTGCAACATCTGACCGTTCTGACACCAGCTGTGCTAAAACTCATGAGGC  
TCTGAAAACATCTCGAAACACAGATCAGCACTATCCTGCTCCTAAAAA?GCAGAGGA

TCAAGAATTTGGGTCAGCAGCAAACATCATTGTGGATCCAAAGCTTTTTTCAGAAGAG  
GCGGTTCCAGTCGCCTCGTGTCTGTTCAGCACTCAGCCCCCACCATTGTCAAGAGA  
TGAGCAAAGTGTGGAGTTCCTGGACAATGCAGACTCTCTTAATAGGAATATCCGGGC  
CAAACGTGGAACATCCTGTGCATAACCAAGGGAATATTCTGTGTGTGATAGTGT  
CAGTGTCTGGGTTGCCAACAAAACCACAGCAACGGACATCAGAGGCAATCTGGTGA  
CTGTGATGGNGGATATAAACCTTAATAACAATGTCTACAAGCAGTACTTTTTTGAGA  
CCAAGTGCAGAAATCCAAACCCAGTACCAAGTGGGTGCAGGG

***Atractaspis sp.***

??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
??

***Bungarus fasciatus***

??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
??

***Dendroaspis polylepis***

??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
??

***Naja nivea***

??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
??

***Cacophis squamulosus***

??  
??  
??  
??  
??  
??  
??  
??

***Micrurus fulvius***

GGGCTCCCCTGCAACGTCTGACCTTTCTGACACCAGCTGTGCTCAAACATCATGAGGG  
TCTGAAAACATCTCGAAACACAGATCAGCGCCATCCTGCTCCTAAGAAGGCAGAGGA  
TCAAGAAGTTGGATCAGCAGCAAACATCATTGTGGATCTCAAGCTTTTTTCAGAAGAG  
GCGGTTCCAGTCGCCTCGTGTCTGTTCAGCACTCAACCCCCACCATTGTCAAGAGA  
TGAGCAAAGTGTGGAGTTCCTGGACAATGAAGATGCTCTTAATAGGAATATCCAGAC  
CAAAGTGAAGATCATCCTGTGCATAACCTAGGGGAACATTCTGTGTGTGACAGTAT  
CAGTCTCTGGGTTGCTAACAAAACCATAGCAACAGACATGAAAGGCAATACGGTGAC  
TGTGATGGAGGATGTAAATCTTAATAACCATGTCTACAAGCAGTACTTTTTTGAAACC  
AAATGCAGAAATCCAAATCCAGTACCAAGTGGGTGCAGGG

***Lycophidion capense***

GGGCTCCCCTGCAACGTCTGACCTTTCTGACACCAGCTGTGCTAAAACATCACGAGGG  
TCTGAAAACATCTCAAAAACACAGATCAGCGTCATCCTGCTCCTAAGAAGGCAGAGGA  
TCAAGAACTTGGATCAGCGGCAAACATCATTGTGGATCCCAAGCTTTTTTCAGAAGAG  
GCGTTTCCAGTCGCCTCGTGTCTGTTCAGCACTCAGCCTCCACCATTGTCAAGAGA  
TGAGCAAAGTGTGGAGTTCCTGGACAATGCAGACTCTCTTAATAGGAATATCCGGGC

CAAACGTGAAGCTCATCCTGTGCATAACCGAGGGGAATATTCTGTGTGTGACAGTAT  
CAGTGTCTGGGTTGCCAACAAAACCACAGCAACGGACATCAAAGGCAAACAGGTGA  
CTGTGATGTTGGATGTAAATCTTGATAACAATGTCTACAAGCAGTACTTTTTTGAGAC  
CAAGTGCAGAAATCCAAAACCAGTACCGAGTGGATGCAGGG

***Macrelaps microlepidotus***

??  
??  
??  
??  
??  
??  
??

***Mehelya capensis***

??  
??  
??  
??  
??  
??  
??

***Nerodia rhombifer***

??  
??  
??  
??  
??  
??  
??

***Natrix natrix***

CGGCTCCCCTGCAACGTCTGACCTTTCTGACACCAGCTGTGCTAAAGCTCACGAGGG  
TCTGAAAACATCTCCAAACACTGATCAGCGCCATCCTGCTCCTAAGAAGGCAGAGGA  
TCAAGAAATTGGATCGGCAGCAAACATCTTTGTGGATCCCAAGCTTTTTTCAGAAGAG  
GCGGTTCCAGTCGCCTCGTGTTCCTTTTCAGCACTCAGCCCCCACCATTGTCAAGAGA  
TGAGCAAAGTATGGAGTTCCTGGACAATGCAGACTCTCTTAATAGGAATATCCGGAG  
CAAACGTGAAAGTCACCCTGTGCATAACCGAGGGGAATATTCTGTGTGTGACAGTAC  
CAGTGTCTGGGTTGCCAACAAAACCAGAGCAACGGACATCAAAGGCAAACCTGGTGA  
CTCTGCTGGAGGATGTAAATCTTAATAACAATATCTATAAGCAATACTTTTTTTGAGAC  
CAAGTGCAGAAATCCAAAACCAGTACCGAGTGGGTGCAGAG

***Diadophis punctatus***

GGGCTCCCCTGCAACGTCTGACCTTTCTGACACCAGCTGTGCTGAAACTCACGAGAG  
TCTGAAAACATCTCAAAACACACATCAGCGCCATCCTGCTCCTAAGAAGGCAGAGGA  
TCAAGAAATTGGATCGGCAGCAAACATCATTGTGGATCCCAACCTTTTTTCAGAAGAG  
GCGGTTCCAGTCGCCTCGTGTTCCTGTTTCAGCACTCAGCCCCCACCATTGTCAAGAGA  
TGAGCAAAGTGTGGAGTTCCTGGACAATGCAGACTCTCTTAATAGGAATATCCGGGC  
CAAACGTGAAACTCATCCTGTGCATAACCGAGGGGAATATTCTGTGTGTGACAGTAT  
CAGTGTCTGGGTTGCCAACAAAACCACAGCAACGGACATCAAAGGCAAAGGGTGA  
CTGTGATGCTGGATGTAAATCTTAATGACAATGTCTACAAGCAGTACTTTTTTTGAGAC  
CAAGTGCAGAAATCCAAAACCAGTAGCGAGTGGGTGCAGGG

***Lampropeltis getula***

GGGCTCCCCTGCAACATCTGACCTTTCTGATACCAGCTGTGTTAAAACTCACGAGGG  
TCTGAAAACATCTCAAAACATAGATCAGCGCCATCCTGCTCCTAAGAAGGCAGAAGA  
TCAAGAAATTGGATTGGCAGCAAACATCATTGTGGATCCCAAGCTTTTTTCAGAAGAG  
GCGGTTCCAGTCACCTCGTGTTCCTGTTTCAGCACTCAGCCCCCACCATTGTCAAGAGA  
TGAGCAAAGTGTGGAGTTCCTGGACAATGCAGACTCTCTTAATAGGAATATCCGGAG  
CAAACGTGAAGTTCATCCTGTGCATAACCGAGGGGAATATTCTGTGTGTGACAGTGT  
CAGTGTCTGGGTTGCCAACAAAACCACAGCAACGGACATCAAAGGCAAACCGGTGA  
CTGTGATGGTGGATGTAAATCTTAATGTAATGTCTACAAGCAGTACTTTTTTTGAGA  
CCAAGTGCAGAAATCCAAAACCAGTTCAGAGTGGGTGCAGGG

***Philodryas baroni***

??  
??

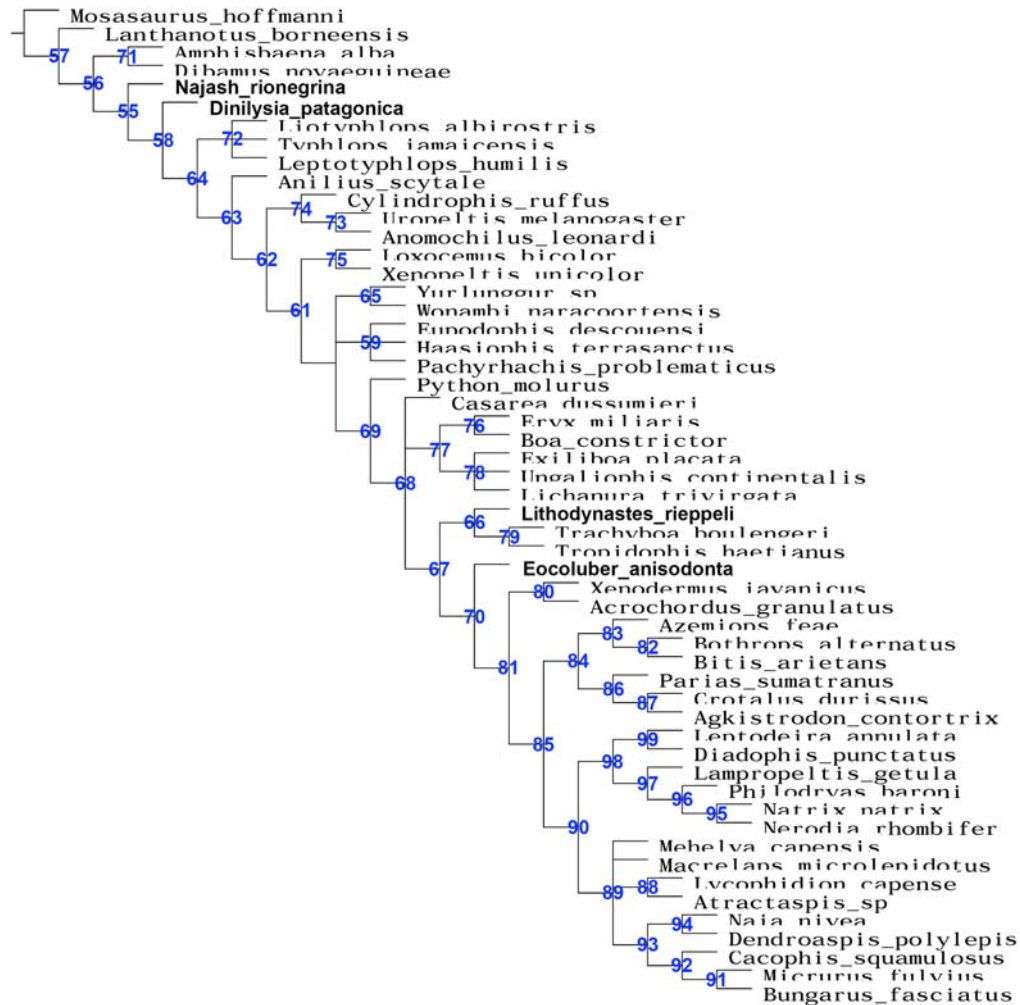
??  
??  
??  
??

***Leptodeira annulata***

??  
??  
??  
??  
??  
??

## Apéndice 2

*Lista de sinapomorfías del árbol de consenso del análisis filogenético, basado en caracteres morfológicos y caracteres moleculares mitocondriales y nucleares*



Nodo 55 : Car. 83: 0 --> 1 Car. 109: 0 --> 1 Car. 118: 0 --> 1 Car. 119: 0 --> 1 Car. 122: 0 --> 1

Nodo 56 : Car. 71: 0 --> 1 Car. 96: 0 --> 1 Car. 114: 0 --> 1 Car. 124: 0 --> 1

Nodo 57 : Sin sinapomorfías

Nodo 58 : Car. 49: 0 --> 1 Car. 99: 0 --> 1 Car. 110: 0 --> 1 Car. 111: 0 --> 1

Nodo 59 : Car. 93: 0 --> 1 Car. 105: 3 --> 1 Car. 107: 0 --> 1

Nodo 60 : Car. 39: 0 --> 1 Car. 45: 1 --> 0 Car. 77: 2 --> 1 Car. 82: 1 --> 0 Car. 112: 1 --> 0 Car. 116: 0 --> 1

Nodo 61 : Car. 16: 0 --> 1 Car. 65: 0 --> 1 Car. 66: 0 --> 1 Car. 73: 0 --> 1 Car. 86: 0 --> 1 Car. 95: 1 --> 2 Car. 106: 0 --> 1 Car. 364: C --> T Car. 551: C --> T Car. 565: A --> T Car. 883: T --> A Car. 1053: A --> C Car. 1091: C --> T Car. 1097: G --> A Car. 1205: C --> A Car. 1286: A --> C Car. 1388: A --> G Car. 1472: A --> G Car. 3288: T --> C

Nodo 62 : Car. 9: 0 --> 1 Car. 142: G --> A Car. 144: C --> T Car. 145: C --> T Car. 171: C --> T Car. 297: A --> C Car. 504: G --> A Car. 834: A --> C Car. 907: C --> A Car. 1000: T --> A Car. 1006: A --> G Car. 1030: A --> C Car. 1036: C --> A Car. 1113: T --> A Car. 1262: C



--> A Car. 1605: G --> A Car. 1955: A --> G Car. 2108: T --> C Car. 2301: T --> G Car.  
2937: G --> A Car. 2942: C --> T Car. 3119: A --> C Car. 3354: C --> T Car. 3907: T --> C  
Nodo 63 : Car. 6: 0 --> 1 Car. 8: 0 --> 1 Car. 12: 0 --> 1 Car. 28: 0 --> 1 Car. 44: 0 --> 1 Car.  
45: 0 --> 1 Car. 54: 0 --> 1 Car. 62: 0 --> 1 Car. 72: 0 --> 1 Car. 79: 0 --> 1 Car. 92: 0 --> 1  
Car. 94: 0 --> 1 Car. 103: 0 --> 1 Car. 195: A --> T Car. 207: C --> T Car. 222: A --> C Car.  
251: C --> T Car. 275: A --> G Car. 324: G --> A Car. 391: G --> T Car. 392: C --> T Car.  
565: G --> A Car. 621: A --> C Car. 628: AC --> G Car. 629: AT --> C Car. 634: A --> C Car.  
636: C --> T Car. 639: A --> T Car. 1322: A --> T Car. 1384: C --> G Car. 1414: G --> A  
Car. 1430: C --> T Car. 1443: C --> G Car. 1460: C --> T Car. 1545: C --> A Car. 1600: A --  
> C Car. 1796: T --> C Car. 1853: C --> T Car. 1910: A --> G Car. 1946: A --> C Car. 2021:  
A --> G Car. 2040: A --> G Car. 2054: C --> T Car. 2099: C --> T  
Nodo 64 : Car. 11: 0 --> 1 Car. 27: 0 --> 1 Car. 32: 0 --> 1 Car. 77: 0 --> 2 Car. 81: 0 --> 1  
Car. 82: 0 --> 1 Car. 87: 0 --> 1 Car. 112: 0 --> 1  
Nodo 65 : Car. 110: 1 --> 0 Car. 115: 0 --> 1  
Nodo 66 : Car. 31: 2 --> 1 Car. 61: 1 --> 0 Car. 111: 1 --> 0  
Nodo 67 : Car. 47: 0 --> 1 Car. 65: 1 --> 2 Car. 75: 0 --> 1 Car. 91: 0 --> 1 Car. 94: 1 --> 3  
Car. 97: 0 --> 1 Car. 104: 0 --> 1 Car. 105: 3 --> 2 Car. 286: A --> C Car. 374: G --> A Car.  
427: C --> A Car. 628: G --> C Car. 831: C --> A Car. 861: A --> C Car. 1032: A --> T Car.  
1041: A --> C Car. 1044: A --> T Car. 1718: T --> C Car. 2463: T --> C Car. 3792: G --> A  
Car. 3883: G --> A Car. 3954: A --> C  
Nodo 68 : Car. 9: 1 --> 2 Car. 565: T --> C Car. 1937: G --> A Car. 2030: A --> G  
Nodo 69 : Car. 8: 1 --> 2 Car. 29: 0 --> 1 Car. 89: 0 --> 1  
Nodo 70 : Car. 30: 2 --> 3  
Nodo 71 : Car. 63: 1 --> 0 Car. 1316: C --> T Car. 1402: G --> A Car. 1439: G --> A Car.  
1440: G --> T Car. 1472: A --> C  
Nodo 72 : Car. 19: 0 --> 1 Car. 20: 0 --> 1 Car. 47: 0 --> 1 Car. 50: 0 --> 1 Car. 63: 1 --> 0  
Car. 65: 0 --> 1 Car. 89: 0 --> 1 Car. 109: 1 --> 0 Car. 267: C --> A Car. 373: A --> T Car.  
464: A --> C Car. 590: G --> A Car. 1383: G --> A Car. 1421: G --> A Car. 1541: T --> C  
Car. 1811: C --> T  
Nodo 73 : Car. 20: 0 --> 1 Car. 30: 2 --> 1 Car. 38: 1 --> 0 Car. 50: 0 --> 1 Car. 54: 1 --> 0  
Car. 63: 1 --> 0 Car. 151: T --> C Car. 257: G --> A  
Nodo 74 : Car. 80: 0 --> 1 Car. 273: G --> A Car. 285: C --> A Car. 466: A --> C Car. 573: T  
--> C Car. 621: C --> T Car. 631: A --> C Car. 690: A --> C Car. 2300: T --> C Car. 2349: A  
--> C Car. 2489: T --> C Car. 2622: A --> C  
Nodo 75 : Car. 24: 0 --> 1 Car. 48: 0 --> 1 Car. 89: 0 --> 1 Car. 108: 0 --> 1 Car. 447: A -->  
G Car. 690: A --> T Car. 822: C --> T Car. 879: C --> T Car. 891: T --> C Car. 987: C --> T  
Car. 2289: T --> G Car. 2768: T --> C Car. 2896: G --> A Car. 3408: T --> C Car. 3937: G --  
> A  
Nodo 76 : Car. 49: 0 --> 2 Car. 621: C --> A Car. 663: C --> A Car. 852: C --> T Car. 903: C  
--> G Car. 987: C --> T Car. 1040: C --> T Car. 1118: C --> T Car. 1148: G --> A Car. 1247:  
C --> T Car. 1295: C --> T Car. 1349: A --> G Car. 1434: G --> T  
Nodo 77 : Car. 59: 0 --> 1 Car. 130: G --> A Car. 227: T --> C Car. 268: A --> C Car. 316: A  
--> G Car. 393: T --> A Car. 445: T --> C Car. 581: A --> G Car. 593: T --> C Car. 643: A -->  
C Car. 692: T --> C Car. 990: C --> A Car. 1015: A --> CT Car. 1358: C --> G Car. 1397: T -  
-> G Car. 2190: T --> C Car. 2198: G --> T Car. 2203: T --> A Car. 2229: T --> C Car. 2289:  
T --> C Car. 2335: C --> G Car. 2400: A --> C Car. 2457: T --> C Car. 2489: T --> C Car.  
3577: A --> G Car. 3683: A --> G Car. 3685: T --> C Car. 3793: G --> A Car. 3840: T --> C  
Nodo 78 : Car. 53: 1 --> 0 Car. 211: A --> G Car. 819: A --> C Car. 949: A --> G Car. 951: C  
--> A Car. 1395: A --> G Car. 1897: C --> T Car. 2668: C --> G Car. 2758: G --> A Car.  
3396: T --> C Car. 3855: C --> A  
Nodo 79 : Car. 117: 0 --> 2  
Nodo 80 : Car. 46: 1 --> 2 Car. 251: T --> C Car. 286: C --> T Car. 375: C --> A Car. 445: T  
--> C Car. 464: A --> C Car. 506: A --> G Car. 511: C --> A Car. 551: T --> C Car. 560: A --  
> C Car. 634: C --> T Car. 692: T --> C Car. 825: C --> T Car. 884: C --> T Car. 897: A -->  
T Car. 910: A --> C Car. 996: C --> T Car. 1118: C --> T Car. 1139: C --> A Car. 1155: C -->  
T Car. 1196: C --> T Car. 1199: A --> C Car. 1266: G --> A Car. 1284: G --> A Car. 1420: G  
--> A Car. 1736: C --> T Car. 1874: G --> A Car. 1883: C --> T Car. 3032: C --> T Car.  
3254: C --> G Car. 3700: C --> T Car. 3910: C --> T Car. 3997: C --> T

Nodo 81 : Car. 17: 0 --> 1 Car. 19: 0 --> 1 Car. 20: 0 --> 1 Car. 23: 0 --> 1  
 Nodo 82 : Car. 245: C --> A Car. 273: G --> A Car. 277: T --> C Car. 281: T --> C Car. 288:  
 A --> T Car. 319: A --> C Car. 324: A --> G Car. 383: A --> C Car. 388: A --> G Car. 390: T  
 --> C Car. 421: A --> G Car. 423: A --> G Car. 445: T --> C Car. 463: T --> C Car. 653: A --  
 > G Car. 682: T --> C Car. 738: C --> T Car. 840: T --> C Car. 963: T --> C Car. 1077: A -->  
 C Car. 1079: A --> C Car. 1091: T --> C Car. 1145: A --> G Car. 1157: A --> G Car. 1160: C  
 --> A Car. 1197: C --> T Car. 1220: C --> T  
 Nodo 83 : Car. 325: G --> A Car. 641: A --> T Car. 666: T --> C Car. 978: A --> C Car.  
 1041: C --> T Car. 1074: A --> G Car. 1307: T --> C  
 Nodo 84 : Car. 4: 0 --> 1 Car. 22: 1 --> 0 Car. 58: 1 --> 2 Car. 59: 0 --> 1 Car. 88: 0 --> 2  
 Car. 98: 0 --> 1 Car. 149: A --> C Car. 211: A --> T Car. 267: C --> T Car. 297: C --> A Car.  
 348: T --> C Car. 361: A --> G Car. 425: C --> T Car. 571: G --> A Car. 644: C --> A Car.  
 653: C --> A Car. 807: A --> G Car. 809: G --> A Car. 810: G --> A Car. 883: A --> T Car.  
 919: C --> A Car. 920: T --> C Car. 940: A --> C Car. 1044: T --> A Car. 1050: A --> C Car.  
 1205: A --> C Car. 1241: A --> C Car. 1271: A --> C Car. 1280: T --> C Car. 1661: T --> C  
 Car. 1745: G --> A Car. 2747: A --> C Car. 2764: C --> G Car. 2768: T --> C Car. 2832: T --  
 > C Car. 2908: A --> G Car. 2943: T --> C Car. 2949: T --> G Car. 3039: A --> G Car. 3142:  
 T --> G Car. 3186: C --> G Car. 3565: C --> G Car. 3613: C --> T Car. 3650: C --> T Car.  
 3664: G --> A Car. 3683: A --> T Car. 3945: A --> G Car. 3952: A --> T Car. 3954: C --> T  
 Car. 4036: A --> C  
 Nodo 85 : Car. 21: 0 --> 1 Car. 36: 1 --> 0 Car. 221: A --> T Car. 250: C --> T Car. 326: T --  
 > G Car. 459: G --> A Car. 565: C --> A Car. 607: A --> G Car. 621: C --> A Car. 663: C -->  
 A Car. 684: A --> G Car. 802: C --> T Car. 805: A --> T Car. 894: C --> A Car. 1015: A --> C  
 Car. 1097: A --> C Car. 1250: A --> T Car. 1447: G --> T Car. 1490: A --> T Car. 1787: C --  
 > T Car. 2226: T --> C Car. 2227: A --> C Car. 2238: T --> G Car. 2271: T --> C Car. 2295:  
 T --> C Car. 2299: A --> G Car. 2303: A --> C Car. 2318: A --> G Car. 2340: T --> G Car.  
 2347: G --> A Car. 2549: G --> C Car. 2562: G --> A Car. 2607: C --> G Car. 2622: A --> C  
 Car. 2623: A --> C Car. 2628: G --> A Car. 2750: G --> C Car. 2757: T --> A Car. 2803: G --  
 > A Car. 2823: G --> A Car. 2839: G --> A Car. 2895: A --> G Car. 2988: A --> T Car. 3004:  
 G --> T Car. 3126: G --> A Car. 3197: C --> G Car. 3303: C --> T Car. 3324: C --> G Car.  
 3387: A --> T Car. 3393: C --> T Car. 3450: A --> G Car. 3507: T --> C Car. 3592: A --> C  
 Car. 3602: A --> G Car. 3614: C --> G Car. 3616: T --> G Car. 3635: C --> A Car. 3647: A --  
 > C Car. 3663: G --> A Car. 3778: T --> A Car. 3816: G --> A Car. 3993: C --> T Car. 4057:  
 A --> G  
 Nodo 86 : Car. 326: G --> A Car. 358: A --> C Car. 395: G --> A Car. 622: A --> T Car. 703:  
 C --> A Car. 805: T --> C Car. 819: A --> C Car. 852: C --> T Car. 855: C --> T Car. 909: C -  
 -> T Car. 1002: C --> T  
 Nodo 87 : Car. 154: A --> C Car. 332: C --> T Car. 364: T --> C Car. 445: T --> C Car. 510:  
 C --> T Car. 828: A --> G Car. 867: A --> C Car. 963: T --> C Car. 979: C --> A Car. 1145: A  
 --> G Car. 1250: T --> C Car. 1253: C --> T  
 Nodo 88 : Car. 151: C --> T Car. 207: C --> T Car. 281: T --> C Car. 434: C --> T Car. 620:  
 C --> T Car. 654: A --> G Car. 1118: C --> T Car. 1133: C --> A Car. 1220: C --> T Car.  
 1250: T --> A  
 Nodo 89 : Car. 151: A --> C Car. 364: T --> A Car. 495: A --> C Car. 504: A --> G Car. 574:  
 A --> C Car. 1074: A --> T Car. 1083: A --> T Car. 1084: T --> C Car. 1162: A --> G Car.  
 1214: T --> A Car. 1248: A --> T Car. 1249: T --> C Car. 1367: G --> A Car. 1883: C --> T  
 Car. 2748: A --> G Car. 2821: G --> A Car. 3417: T --> A Car. 3857: A --> G  
 Nodo 90 : Car. 15: 0 --> 1 Car. 105: 2 --> 3 Car. 388: A --> G Car. 390: T --> A Car. 447: C -  
 -> T Car. 666: T --> A Car. 861: C --> T Car. 921: A --> T Car. 927: C --> A Car. 1102: C --  
 > T Car. 1127: C --> T Car. 1261: C --> A Car. 1373: C --> T Car. 1703: G --> A Car. 1718:  
 C --> T Car. 2190: T --> C Car. 2231: G --> A Car. 2236: C --> T Car. 2266: G --> A Car.  
 2341: G --> T Car. 2547: G --> A Car. 2556: T --> C Car. 2616: T --> G Car. 2922: T --> A  
 Car. 2942: T --> C Car. 2945: T --> C Car. 3234: G --> A Car. 3577: A --> G Car. 3648: A --  
 > G Car. 3688: G --> A Car. 3715: A --> C Car. 3902: G --> A Car. 3979: C --> T  
 Nodo 91 : Car. 151: C --> T Car. 267: C --> T Car. 287: C --> T Car. 331: C --> A Car. 370:  
 C --> T Car. 846: C --> T Car. 855: C --> T Car. 891: T --> C Car. 919: C --> A Car. 930: C -  
 -> T Car. 954: C --> T Car. 1014: A --> G Car. 1040: T --> C Car. 1085: A --> C Car. 1097:  
 C --> T Car. 1121: C --> T Car. 1155: C --> T

Nodo 92 : Car. 324: A --> G Car. 420: A --> G Car. 563: A --> C Car. 571: G --> A Car. 625: T --> A Car. 631: T --> A Car. 666: A --> T Car. 874: A --> G Car. 897: A --> C Car. 1065: C --> T Car. 1202: C --> T

Nodo 93 : Car. 5: 0 --> 1 Car. 97: 1 --> 2 Car. 293: C --> T Car. 427: A --> G Car. 435: T --> C Car. 643: A --> C Car. 662: A --> T Car. 667: A --> C Car. 1121: A --> C Car. 1137: G --> T Car. 1272: T --> A Car. 1443: G --> A

Nodo 94 : Car. 978: A --> C Car. 1027: A --> G Car. 1044: T --> A Car. 1115: A --> C Car. 1127: T --> C Car. 1266: G --> A Car. 1307: T --> C

Nodo 95 : Car. 154: A --> C Car. 240: G --> A Car. 275: G --> A Car. 302: C --> T Car. 330: T --> A Car. 393: T --> C Car. 423: A --> G Car. 469: A --> T Car. 571: G --> A Car. 601: A --> C Car. 618: C --> T Car. 628: C --> T Car. 704: C --> A Car. 861: T --> C Car. 888: A --> C Car. 919: C --> A Car. 920: T --> C Car. 921: T --> C Car. 945: C --> T Car. 948: T --> C Car. 1050: A --> C Car. 1074: A --> C

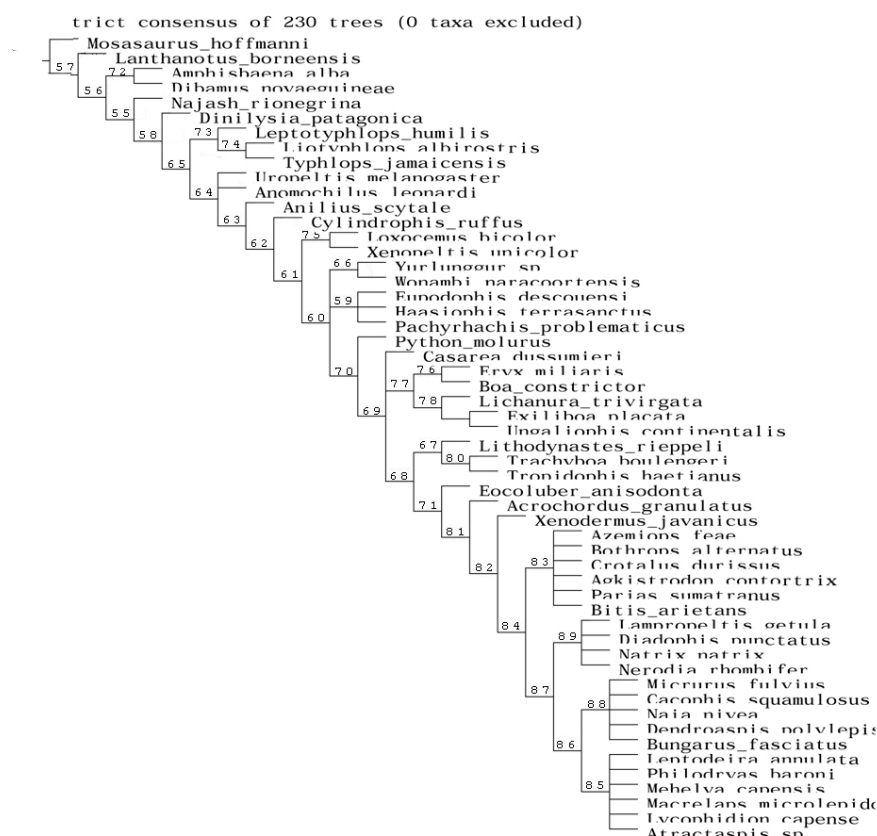
Nodo 96 : Car. 221: T --> C Car. 281: T --> C Car. 434: C --> T Car. 963: T --> C Car. 1044: T --> A

Nodo 97 : Car. 287: C --> T Car. 319: A --> T Car. 364: T --> C Car. 874: A --> G Car. 1131: G --> A Car. 1136: A --> C Car. 1154: C --> A Car. 1232: A --> G Car. 1250: T --> A Car. 1304: C --> G Car. 2318: G --> A Car. 2607: G --> A Car. 3845: G --> A Car. 3846: C --> G

Nodo 98 : Car. 2: 0 --> 12 Car. 186: A --> C Car. 324: A --> G Car. 330: A --> T Car. 414: A --> CT Car. 496: C --> A Car. 891: T --> C Car. 924: C --> T Car. 1247: C --> T Car. 1266: G --> A Car. 1397: T --> C Car. 1823: T --> C Car. 2330: C --> T Car. 3240: A --> G Car. 3691: A --> G

Nodo 99 : Car. 275: G --> A Car. 292: A --> C Car. 421: A --> G Car. 629: A --> T Car. 684: G --> A Car. 692: T --> C Car. 918: C --> T Car. 929: T --> C Car. 939: C --> T Car. 1142: A --> C Car. 1196: C --> T Car. 1217: C --> T Car. 1220: C --> T Car. 1235: A --> T

***Lista de sinapomorfias del árbol de consenso del análisis filogenético, basado en caracteres morfológicos y caracteres moleculares nucleares***



Nodo 55 : Car. 83: 0 --> 1 Car. 109: 0 --> 1 Car. 118: 0 --> 1 Car. 119: 0 --> 1 Car. 122: 0 --> 1  
 Nodo 56 : Car. 71: 0 --> 1 Car. 96: 0 --> 1 Car. 114: 0 --> 1 Car. 124: 0 --> 1  
 Nodo 57 : Sin sinapomorfias  
 Nodo 58 : Car. 49: 0 --> 1 Car. 99: 0 --> 1 Car. 110: 0 --> 1 Car. 111: 0 --> 1  
 Nodo 59 : Car. 40: 2 --> 0 Car. 57: 0 --> 1 Car. 67: 1 --> 0 Car. 92: 1 --> 0 Car. 93: 0 --> 1  
 Car. 100: 0 --> 1 Car. 105: 3 --> 1 Car. 107: 0 --> 1 Car. 124: 1 --> 0  
 Nodo 60 : Car. 39: 0 --> 1 Car. 42: 0 --> 1 Car. 45: 1 --> 0 Car. 51: 0 --> 1 Car. 77: 2 --> 1  
 Car. 82: 1 --> 0 Car. 83: 1 --> 2 Car. 112: 1 --> 0 Car. 116: 0 --> 1  
 Nodo 61 : Car. 16: 0 --> 1 Car. 22: 0 --> 1 Car. 49: 1 --> 0 Car. 61: 0 --> 1 Car. 65: 0 --> 1  
 Car. 66: 0 --> 1 Car. 67: 0 --> 1 Car. 73: 0 --> 1 Car. 86: 0 --> 1 Car. 95: 1 --> 2 Car. 106: 0 --> 1  
 Car. 208: A --> G Car. 292: A --> G Car. 2108: T --> C  
 Nodo 62 : Car. 9: 0 --> 1 Car. 34: 1 --> 0 Car. 425: G --> A Car. 775: A --> G Car. 928: T --> C  
 Car. 1757: G --> A Car. 1762: C --> T Car. 1939: A --> C Car. 2174: C --> T Car. 2727: T --> C  
 Nodo 63 : Car. 20: 1 --> 0 Car. 30: 1 --> 2 Car. 38: 0 --> 1 Car. 50: 1 --> 0 Car. 54: 0 --> 1  
 Car. 63: 0 --> 1 Car. 1119: G --> A Car. 1430: T --> C  
 Nodo 64 : Car. 6: 0 --> 1 Car. 12: 0 --> 1 Car. 28: 0 --> 1 Car. 31: 0 --> 1 Car. 44: 0 --> 1  
 Car. 45: 0 --> 1 Car. 62: 0 --> 1 Car. 72: 0 --> 1 Car. 79: 0 --> 1 Car. 80: 0 --> 1 Car. 92: 0 --> 1  
 Car. 94: 0 --> 1 Car. 103: 0 --> 1  
 Nodo 65 : Car. 11: 0 --> 1 Car. 27: 0 --> 1 Car. 32: 0 --> 1 Car. 50: 0 --> 1 Car. 77: 0 --> 2  
 Car. 81: 0 --> 1 Car. 82: 0 --> 1 Car. 87: 0 --> 1 Car. 112: 0 --> 1  
 Nodo 66 : Car. 33: 1 --> 0 Car. 61: 1 --> 0 Car. 110: 1 --> 0 Car. 115: 0 --> 1  
 Nodo 67 : Car. 31: 2 --> 1 Car. 61: 1 --> 0 Car. 111: 1 --> 0  
 Nodo 68 : Car. 36: 0 --> 1 Car. 47: 0 --> 1 Car. 65: 1 --> 2 Car. 91: 0 --> 1 Car. 94: 1 --> 3  
 Car. 97: 0 --> 1 Car. 104: 0 --> 1 Car. 105: 3 --> 2 Car. 538: T --> C Car. 775: G --> A Car. 1283: T --> C  
 Car. 2086: G --> A Car. 2612: G --> A  
 Nodo 69 : Car. 9: 1 --> 2 Car. 31: 1 --> 2 Car. 82: 0 --> 1 Car. 757: G --> A Car. 850: A --> G  
 Nodo 70 : Car. 8: 1 --> 2 Car. 10: 0 --> 1 Car. 25: 0 --> 1 Car. 29: 0 --> 1 Car. 46: 0 --> 1  
 Car. 56: 0 --> 1 Car. 74: 0 --> 1 Car. 89: 0 --> 1  
 Nodo 71 : Car. 30: 2 --> 3 Car. 44: 1 --> 0  
 Nodo 72 : Car. 136: C --> T Car. 222: G --> A Car. 259: G --> A Car. 260: G --> T Car. 292: A --> C  
 Nodo 73 : Car. 19: 0 --> 1 Car. 47: 0 --> 1 Car. 65: 0 --> 1 Car. 89: 0 --> 1 Car. 109: 1 --> 0  
 Car. 203: G --> A Car. 241: G --> A Car. 361: T --> C Car. 631: C --> T  
 Nodo 74 : Car. 61: 0 --> 1 Car. 207: A --> G Car. 424: C --> T Car. 601: C --> T Car. 742: A --> G  
 Car. 2404: C --> A Car. 2477: C --> T Car. 2497: C --> A Car. 2595: A --> T Car. 2619: T --> C  
 Car. 2637: T --> C  
 Nodo 75 : Car. 7: 1 --> 0 Car. 24: 0 --> 1 Car. 48: 0 --> 1 Car. 89: 0 --> 1 Car. 108: 0 --> 1  
 Car. 1109: T --> G Car. 1142: A --> G Car. 1588: T --> C Car. 1716: G --> A Car. 2228: T --> C  
 Car. 2757: G --> A  
 Nodo 76 : Car. 35: 0 --> 1 Car. 44: 1 --> 2 Car. 49: 0 --> 2 Car. 82: 1 --> 0 Car. 169: A --> G  
 Car. 254: G --> T  
 Nodo 77 : Car. 57: 0 --> 1 Car. 59: 0 --> 1 Car. 178: C --> G Car. 217: T --> G Car. 1010: T --> C  
 Car. 1018: G --> T Car. 1023: T --> A Car. 1049: T --> C Car. 1058: T --> G Car. 1109: T --> C  
 Car. 1142: A --> G Car. 1155: C --> G Car. 1180: T --> C Car. 1220: A --> C Car. 1277: T --> C  
 Car. 1309: T --> C Car. 1574: G --> A Car. 1659: G --> A Car. 1787: A --> G Car. 1859: A --> G  
 Car. 1881: T --> G Car. 2210: T --> C Car. 2219: A --> G Car. 2222: A --> G Car. 2397: A --> G  
 Car. 2503: A --> G Car. 2505: T --> C Car. 2613: G --> A Car. 2660: T --> C  
 Nodo 78 : Car. 53: 1 --> 0 Car. 215: A --> G Car. 717: C --> T Car. 1488: C --> G Car. 1578: G --> A  
 Car. 2216: T --> C Car. 2675: C --> A  
 Nodo 79 : Car. 91: 0 --> 1 Car. 94: 1 --> 2 Car. 466: A --> G Car. 754: A --> C Car. 1837: A --> G  
 Nodo 80 : Car. 117: 0 --> 2  
 Nodo 81 : Car. 17: 0 --> 1 Car. 19: 0 --> 1 Car. 20: 0 --> 1 Car. 23: 0 --> 1

Nodo 82 : Car. 44: 0 --> 3 Car. 68: 1 --> 2 Car. 123: 0 --> 1 Car. 133: C --> T Car. 153: T --> C Car. 172: C --> T Car. 214: G --> C Car. 223: G --> C Car. 346: A --> C Car. 562: T --> A Car. 1505: G --> A Car. 1522: G --> A Car. 1745: A --> G Car. 2421: G --> T Car. 2459: G --> C Car. 2504: C --> T Car. 2675: C --> A

Nodo 83 : Car. 4: 0 --> 1 Car. 22: 1 --> 0 Car. 58: 1 --> 2 Car. 59: 0 --> 1 Car. 98: 0 --> 1 Car. 481: T --> C Car. 1567: A --> C Car. 1584: C --> G Car. 1588: T --> C Car. 1652: T --> C Car. 1728: A --> G Car. 1763: T --> C Car. 1769: T --> G Car. 1859: A --> G Car. 1962: T --> G Car. 1991: G --> A Car. 2006: C --> G Car. 2385: C --> G Car. 2433: C --> T Car. 2470: C --> T Car. 2484: G --> A Car. 2503: A --> T Car. 2765: A --> G Car. 2772: A --> T Car. 2774: C --> T Car. 2856: A --> C

Nodo 84 : Car. 21: 0 --> 1 Car. 36: 1 --> 0 Car. 76: 0 --> 1 Car. 310: A --> T Car. 775: A --> G Car. 1570: G --> C Car. 1577: T --> A Car. 1623: G --> A Car. 1643: G --> A Car. 1659: G --> A Car. 1715: A --> G Car. 1808: A --> T Car. 1946: G --> A Car. 2017: C --> G Car. 2086: A --> G Car. 2123: C --> T Car. 2144: C --> G Car. 2207: A --> T Car. 2213: C --> T Car. 2270: A --> G Car. 2327: T --> C Car. 2412: A --> C Car. 2422: A --> G Car. 2434: C --> G Car. 2455: C --> A Car. 2467: A --> C Car. 2483: G --> A Car. 2598: T --> A Car. 2636: G --> A Car. 2813: C --> T Car. 2877: A --> G

Nodo 85 : Car. 231: G --> A

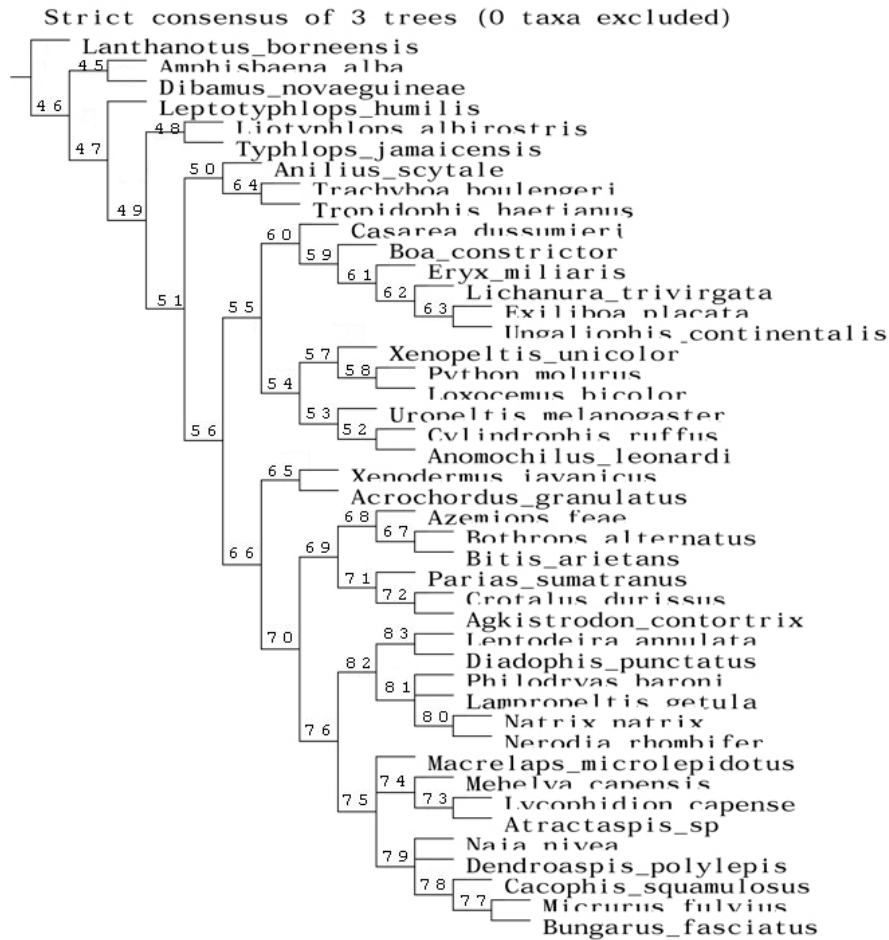
Nodo 86 : Car. 187: G --> A Car. 1568: A --> G Car. 1641: G --> A Car. 2025: A --> G Car. 2237: T --> A Car. 2677: A --> G

Nodo 87 : Car. 15: 0 --> 1 Car. 105: 2 --> 3 Car. 193: C --> T Car. 523: G --> A Car. 538: C --> T Car. 1010: T --> C Car. 1051: G --> A Car. 1056: C --> T Car. 1086: G --> A Car. 1161: G --> T Car. 1367: G --> A Car. 1376: T --> C Car. 1394: T --> C Car. 1436: T --> G Car. 1742: T --> A Car. 1762: T --> C Car. 1765: T --> C Car. 1814: A --> G Car. 2054: G --> A Car. 2397: A --> G Car. 2468: A --> G Car. 2508: G --> A Car. 2535: A --> C Car. 2722: G --> A Car. 2799: C --> T

Nodo 88 : Car. 5: 0 --> 1 Car. 59: 0 --> 1 Car. 97: 1 --> 2 Car. 213: A --> G Car. 263: G --> A

Nodo 89 : Car. 2: 0 --> 1 Car. 217: T --> C Car. 643: T --> C Car. 1150: C --> T Car. 2060: A --> G Car. 2511: A --> G

***Lista de sinapomorfias del árbol de consenso del análisis filogenético, basado en caracteres moleculares mitocondriales y nucleares***



Nodo 45 : Car. 1188: C --> T Car. 1267: G --> A Car. 1311: G --> A Car. 1312: G --> T

Nodo 46 : Sin sinapomorfias

Nodo 47 : Car. 138: G --> A Car. 140: C --> A Car. 287: A --> G Car. 315: G --> A Car. 316: A --> G Car. 330: C --> T Car. 336: A --> C Car. 357: C --> T Car. 375: C --> T Car. 436: T --> A Car. 444: T --> G Car. 472: C --> A Car. 526: C --> A Car. 528: T --> C Car. 531: A --> G Car. 541: T --> A Car. 549: A --> G Car. 625: T --> C Car. 634: C --> A Car. 666: C --> A Car. 1212: C --> T Car. 1230: T --> C Car. 1247: G --> A Car. 1249: A --> T Car. 1262: G --> A Car. 1279: G --> A Car. 1280: G --> A Car. 1283: A --> G Car. 1317: G --> C Car. 1320: C --> T Car. 1348: G --> A Car. 1368: G --> A

Nodo 48 : Car. 195: A --> G Car. 243: A --> G Car. 244: A --> G Car. 257: C --> A Car. 261: C --> A Car. 299: A --> G Car. 303: T --> A Car. 308: A --> G Car. 340: C --> T Car. 490: C --> A Car. 498: G --> A Car. 504: T --> A Car. 540: C --> T Car. 1259: A --> G Car. 1476: C --> T Car. 1653: C --> T Car. 1794: A --> G Car. 3456: C --> A Car. 3529: C --> T Car. 3549: C --> A Car. 3647: A --> T Car. 3671: T --> C Car. 3689: T --> C Car. 3764: G --> A

Nodo 49 : Car. 65: C --> A Car. 77: G --> A Car. 136: C --> A Car. 246: G --> A Car. 288: T --> A Car. 302: C --> A Car. 492: A --> C Car. 496: T --> A Car. 1323: T --> C Car. 1557: A --> G Car. 1851: G --> A

Nodo 50 : Car. 220: T --> A Car. 221: T --> C Car. 226: C --> T Car. 227: A --> T Car. 231: G --> A Car. 232: A --> G Car. 260: A --> G Car. 267: G --> A Car. 297: C --> T Car. 336: C --> A Car. 453: G --> A Car. 465: C --> T Car. 553: A --> C Car. 561: T --> C Car. 832: C --> T Car. 888: T --> C Car. 895: A --> T Car. 897: C --> T Car. 961: A --> G Car. 990: T --> C Car. 1087: A --> G Car. 1089: C --> A Car. 1139: G --> C Car. 1596: T --> C Car. 2031: A --> C Car. 2145: A --> G Car. 3292: T --> C

Nodo 51 : Car. 44: CT --> A Car. 67: A --> T Car. 147: A --> G Car. 149: A --> T Car. 204: A --> C Car. 258: C --> T Car. 263: G --> T Car. 304: G --> A Car. 385: C --> A Car. 394: G

--> C Car. 417: AG --> C Car. 418: A --> T Car. 437: G --> A Car. 444: G --> C Car. 493: A --> C Car. 683: C --> T Car. 692: C --> T Car. 694: A --> C Car. 719: G --> A Car. 756: G --> CT Car. 763: C --> T Car. 768: A --> C Car. 772: A --> CT Car. 784: C --> A Car. 789: G --> A Car. 801: A --> T Car. 914: A --> C Car. 915: C --> T Car. 932: A --> T Car. 1194: A --> T Car. 1256: C --> G Car. 1267: G --> A Car. 1286: G --> A Car. 1292: CT --> G Car. 1302: C --> T Car. 1304: T --> C Car. 1315: C --> G Car. 1472: A --> C Car. 1668: T --> C Car. 1725: C --> T Car. 1782: A --> G Car. 1809: G --> A Car. 1818: A --> C Car. 1821: G --> A Car. 1902: A --> G Car. 1912: A --> G Car. 1926: C --> T Car. 1971: C --> T Car. 2119: A --> T Car. 2121: A --> G Car. 2140: A --> C Car. 2141: T --> C Car. 2155: T --> C Car. 2156: G --> A Car. 2169: A --> G Car. 2176: G --> A Car. 2221: T --> A Car. 2228: A --> G Car. 2246: G --> T Car. 2257: T --> C Car. 2270: A --> G Car. 2279: T --> C Car. 2296: G --> C Car. 2299: T --> C Car. 2314: C --> G Car. 2389: A --> G Car. 2434: A --> G Car. 2482: T --> C Car. 2541: C --> A Car. 2575: T --> A Car. 2581: G --> A Car. 2621: G --> A Car. 2634: T --> A Car. 2646: A --> G Car. 2663: A --> G Car. 2757: A --> T Car. 2770: G --> T Car. 2820: C --> T Car. 2922: C --> T Car. 2960: C --> T Car. 2995: T --> A Car. 3017: G --> C Car. 3031: A --> G Car. 3043: T --> A Car. 3052: C --> T Car. 3214: C --> T Car. 3217: C --> A Car. 3232: T --> C Car. 3319: A --> G Car. 3322: G --> A Car. 3337: G --> A Car. 3437: G --> C Car. 3440: T --> C Car. 3548: C --> T Car. 3690: A --> G Car. 3722: G --> A Car. 3794: T --> C Car. 3905: T --> A Car. 3917: C --> A

Nodo 52 : Car. 45: C --> T Car. 94: C --> T Car. 220: T --> A Car. 233: C --> T

Nodo 53 : Car. 78: C --> T Car. 99: T --> C Car. 145: G --> A Car. 157: C --> A Car. 197: G --> A Car. 288: A --> C Car. 2221: A --> C Car. 2361: T --> C

Nodo 54 : Car. 45: A --> C Car. 248: T --> C Car. 555: A --> T Car. 897: C --> T Car. 914: C --> T Car. 999: C --> T Car. 1020: A --> G Car. 1059: C --> T Car. 1116: A --> C Car. 1125: C --> T Car. 1902: G --> A

Nodo 55 : Car. 158: C --> A Car. 233: A --> C Car. 246: A --> G Car. 292: A --> G Car. 299: A --> C Car. 306: C --> T Car. 307: T --> C Car. 500: C --> G Car. 704: A --> G Car. 904: C --> A Car. 3755: A --> G Car. 3779: T --> C

Nodo 56 : Car. 14: G --> A Car. 16: C --> T Car. 17: C --> T Car. 357: T --> C Car. 691: GC --> A Car. 779: C --> A Car. 872: T --> A Car. 878: A --> G Car. 908: C --> A Car. 963: C --> T Car. 985: T --> A Car. 1041: C --> A Car. 1141: A --> C Car. 1477: G --> A Car. 2173: T --> G Car. 2809: G --> A Car. 2991: A --> C

Nodo 57 : Car. 234: A --> T Car. 236: C --> T Car. 336: C --> A Car. 437: A --> T Car. 453: G --> A Car. 465: C --> T Car. 808: C --> A Car. 835: C --> T Car. 1297: T --> C Car. 1818: C --> T Car. 2161: T --> G Car. 2194: A --> G Car. 2237: T --> C Car. 2640: T --> C Car. 2768: G --> A Car. 3280: T --> C Car. 3550: G --> A

Nodo 58 : Car. 130: T --> C Car. 258: T --> C Car. 260: A --> T Car. 357: C --> T Car. 435: A --> T Car. 502: C --> T Car. 503: T --> A Car. 601: T --> C Car. 868: C --> T Car. 898: C --> T Car. 1389: A --> G Car. 3505: G --> A Car. 3657: A --> G Car. 3689: T --> C Car. 3770: C --> T

Nodo 59 : Car. 2: G --> A Car. 99: T --> C Car. 140: A --> C Car. 146: A --> G Car. 188: A --> G Car. 198: T --> C Car. 265: T --> A Car. 299: C --> T Car. 317: T --> C Car. 437: A --> C Car. 515: A --> C Car. 516: C --> A Car. 748: T --> A Car. 862: C --> A Car. 937: A --> T Car. 1269: T --> G Car. 2062: T --> C Car. 2070: G --> T Car. 2075: T --> A Car. 2101: T --> C Car. 2161: T --> C Car. 2194: A --> G Car. 2207: C --> G Car. 2272: A --> C Car. 2329: T --> C Car. 2361: T --> C Car. 3449: A --> G Car. 3555: A --> G Car. 3557: T --> C Car. 3665: G --> A Car. 3712: T --> C

Nodo 60 : Car. 191: A --> T Car. 204: C --> A Car. 236: C --> A Car. 240: A --> G Car. 249: A --> G Car. 688: C --> A Car. 742: A --> T Car. 934: C --> T Car. 2218: T --> G Car. 2233: T --> C Car. 2461: A --> G

Nodo 61 : Car. 45: A --> C Car. 157: C --> A Car. 263: T --> C Car. 264: T --> C Car. 288: A --> C Car. 292: G --> A Car. 306: T --> C Car. 307: C --> T Car. 503: T --> A Car. 540: C --> T Car. 555: A --> C Car. 805: A --> C Car. 880: A --> G Car. 901: A --> C

Nodo 62 : Car. 83: A --> G Car. 204: A --> C Car. 249: G --> A Car. 424: A --> G Car. 441: T --> C Car. 514: C --> A Car. 691: A --> C Car. 793: A --> T Car. 821: A --> G Car. 823: C --> A Car. 937: T --> C Car. 1267: A --> G

Nodo 63 : Car. 227: A --> C Car. 234: A --> C Car. 258: T --> C Car. 688: A --> T Car. 769: A --> C Car. 832: C --> T Car. 841: C --> T Car. 907: A --> C Car. 940: T --> C Car. 949: A --> C Car. 1518: A --> G Car. 1806: A --> C Car. 2889: A --> G

Nodo 64 : Car. 15: C --> T Car. 80: T --> C Car. 81: C --> A Car. 117: C --> A Car. 125: C --> T Car. 130: T --> C Car. 131: G --> A Car. 143: G --> A Car. 195: A --> G Car. 222: C --> T Car. 236: C --> T Car. 320: A --> G Car. 341: A --> T Car. 359: C --> T Car. 425: T --> C Car. 437: A --> C Car. 440: A --> G Car. 466: T --> A Car. 472: A --> C Car. 492: C --> A Car. 525: C --> A Car. 526: A --> C Car. 562: A --> T Car. 565: T --> C Car. 575: C --> A Car. 953: T --> C Car. 1000: C --> A Car. 1002: A --> G Car. 1009: T --> G Car. 1017: A --> G Car. 1032: C --> A Car. 1108: A --> G Car. 1142: T --> C Car. 1409: T --> C Car. 1453: A --> G Car. 1455: A --> T Car. 1470: G --> A Car. 1548: C --> A Car. 1563: G --> A Car. 1590: T --> C Car. 1635: A --> G Car. 1788: A --> C Car. 1818: C --> T Car. 1901: C --> T Car. 2142: C --> T Car. 2174: C --> G Car. 2237: T --> C Car. 2252: C --> T Car. 2314: G --> A Car. 2326: A --> G Car. 2635: G --> A Car. 2641: G --> A Car. 2691: A --> T Car. 2694: T --> G Car. 2726: C --> T Car. 2734: A --> G Car. 2773: A --> G Car. 2830: A --> G Car. 2920: G --> A Car. 2938: G --> A Car. 2952: C --> T Car. 2964: C --> T Car. 2966: C --> T Car. 2967: T --> G Car. 2995: A --> C Car. 3020: G --> A Car. 3067: A --> G Car. 3068: A --> G Car. 3090: T --> C Car. 3098: A --> G Car. 3103: C --> T Car. 3138: G --> A Car. 3142: T --> C Car. 3181: A --> T Car. 3228: G --> A Car. 3239: A --> T Car. 3240: G --> C Car. 3242: A --> T Car. 3243: G --> C Car. 3352: A --> G Car. 3382: T --> C Car. 3500: A --> G Car. 3513: G --> C Car. 3517: A --> C Car. 3518: G --> T Car. 3540: G --> A Car. 3664: G --> A Car. 3680: C --> T Car. 3687: A --> G Car. 3688: G --> C Car. 3700: T --> C Car. 3748: G --> A Car. 3770: C --> T Car. 3826: A --> C Car. 3842: G --> A Car. 3890: C --> T Car. 3900: G --> A Car. 3911: A --> G

Nodo 65 : Car. 123: T --> C Car. 158: C --> T Car. 247: C --> A Car. 288: A --> C Car. 317: T --> C Car. 378: A --> G Car. 383: C --> A Car. 432: A --> C Car. 502: C --> T Car. 506: C --> T Car. 526: A --> C Car. 697: C --> T Car. 764: G --> A Car. 769: A --> T Car. 782: A --> C Car. 835: C --> T Car. 868: C --> T Car. 916: A --> T Car. 934: C --> T Car. 1011: C --> A Car. 1027: C --> T Car. 1068: C --> T Car. 1071: A --> C Car. 1156: G --> A Car. 1292: G --> A Car. 1608: C --> T Car. 1746: G --> A Car. 1755: C --> T Car. 2904: C --> T Car. 3126: C --> G Car. 3138: G --> A Car. 3572: C --> T Car. 3782: C --> T Car. 3869: C --> T

Nodo 66 : Car. 2: G --> A Car. 157: C --> A Car. 319: A --> C Car. 477: C --> A Car. 509: C --> A Car. 712: C --> T Car. 718: A --> C Car. 745: C --> T Car. 781: A --> C Car. 808: C --> A Car. 853: A --> T Car. 881: A --> G Car. 882: C --> T Car. 1086: A --> T Car. 1497: A --> C Car. 1653: C --> T Car. 1854: A --> G Car. 1986: A --> C Car. 2047: G --> A Car. 2050: T --> G Car. 2318: T --> C Car. 2408: G --> A Car. 2477: T --> A Car. 3279: G --> C Car. 3331: C --> T Car. 3394: C --> T Car. 3550: G --> A

Nodo 67 : Car. 117: C --> A Car. 145: G --> A Car. 149: T --> C Car. 153: T --> C Car. 160: A --> T Car. 191: A --> C Car. 196: A --> G Car. 255: A --> C Car. 260: A --> G Car. 293: A --> G Car. 295: A --> G Car. 317: T --> C Car. 335: T --> C Car. 525: A --> G Car. 554: T --> C Car. 610: C --> T Car. 712: T --> C Car. 949: A --> C Car. 951: A --> C Car. 963: T --> C Car. 1017: A --> G Car. 1029: A --> G Car. 1032: C --> A Car. 1069: C --> T Car. 1092: C --> T

Nodo 68 : Car. 197: G --> A Car. 227: A --> C Car. 513: A --> T Car. 538: T --> C Car. 850: A --> C Car. 904: C --> T Car. 913: C --> T Car. 946: A --> G Car. 1179: T --> C

Nodo 69 : Car. 21: A --> C Car. 83: A --> T Car. 131: G --> A Car. 139: C --> T Car. 169: C --> A Car. 220: T --> C Car. 233: A --> G Car. 297: C --> T Car. 359: C --> T Car. 443: G --> A Car. 472: A --> T Car. 516: C --> A Car. 525: C --> A Car. 542: C --> A Car. 679: A --> G Car. 681: G --> A Car. 682: G --> A Car. 755: A --> T Car. 791: C --> A Car. 792: T --> C Car. 812: A --> C Car. 922: A --> C Car. 1108: A --> G Car. 1110: C --> A Car. 1113: A --> C Car. 1143: A --> C Car. 1533: T --> C Car. 1617: G --> A Car. 2619: A --> C Car. 2636: C --> G Car. 2640: T --> C Car. 2704: T --> C Car. 2780: A --> G Car. 2815: T --> C Car. 2821: T --> G Car. 2911: A --> G Car. 3014: T --> G Car. 3058: C --> G Car. 3437: C --> G Car. 3485: C --> T Car. 3522: C --> T Car. 3536: G --> A Car. 3555: A --> T Car. 3817: A --> G Car. 3824: A --> T Car. 3908: A --> C

Nodo 70 : Car. 93: A --> T Car. 122: C --> T Car. 198: T --> G Car. 331: G --> A Car. 336: C --> A Car. 479: A --> G Car. 493: C --> A Car. 556: A --> G Car. 674: C --> T Car. 677: A --> T Car. 766: C --> A Car. 887: A --> C Car. 901: A --> C Car. 937: A --> C Car. 990: T -->



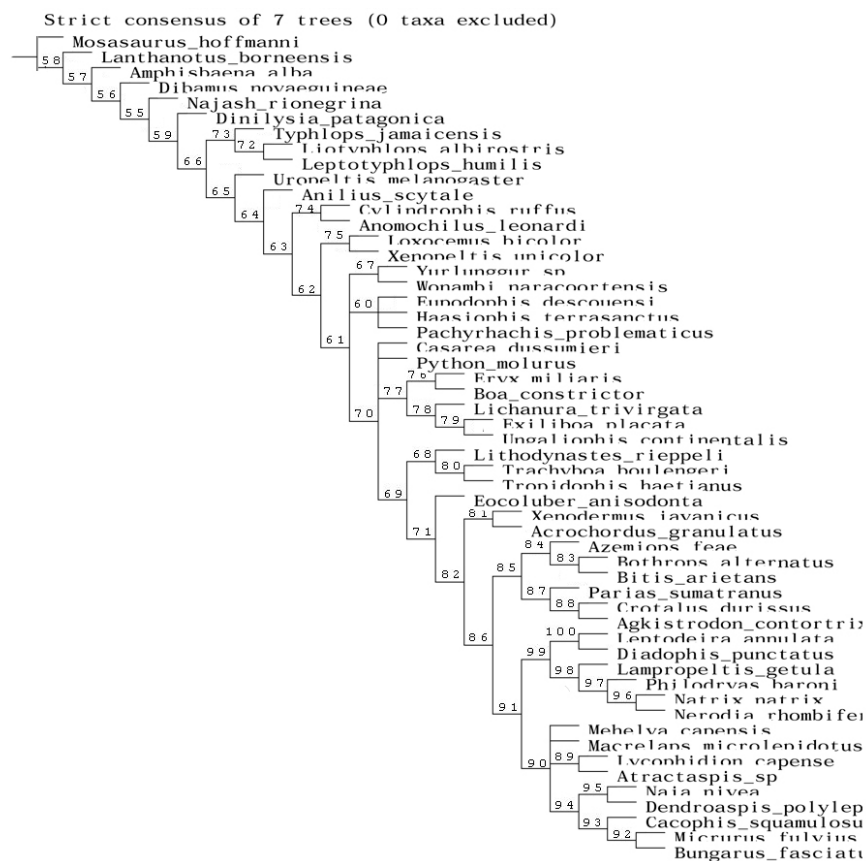
C Car. 1000: C --> A Car. 1009: T --> G Car. 1122: A --> T Car. 1319: G --> T Car. 1362: A --> T Car. 1659: C --> T Car. 2098: T --> C Car. 2099: A --> C Car. 2110: T --> G Car.  
 2143: T --> C Car. 2167: T --> C Car. 2171: A --> G Car. 2175: A --> C Car. 2190: A --> G Car. 2212: T --> G Car. 2219: G --> A Car. 2421: G --> C Car. 2434: G --> A Car. 2479: C --> G Car. 2494: A --> C Car. 2495: A --> C Car. 2500: G --> A Car. 2622: G --> C Car. 2629: T --> A Car. 2675: G --> A Car. 2695: G --> A Car. 2711: G --> A Car. 2767: A --> G Car. 2860: A --> T Car. 2876: G --> T Car. 2998: G --> A Car. 3069: C --> G Car. 3175: C --> T Car. 3196: C --> G Car. 3259: A --> T Car. 3265: C --> T Car. 3322: A --> G Car. 3379: T --> C Car. 3464: A --> C Car. 3474: A --> G Car. 3486: C --> G Car. 3488: T --> G Car. 3507: C --> A Car. 3519: A --> C Car. 3535: G --> A Car. 3650: T --> A Car. 3688: G --> A Car. 3865: C --> T Car. 3929: A --> G  
 Nodo 71 : Car. 198: G --> A Car. 230: A --> C Car. 267: G --> A Car. 494: A --> T Car. 575: C --> A Car. 677: T --> C Car. 691: A --> C Car. 724: C --> T Car. 727: C --> T Car. 781: C --> T Car. 874: C --> T Car. 934: C --> T  
 Nodo 72 : Car. 26: A --> C Car. 204: C --> T Car. 317: T --> C Car. 382: C --> T Car. 492: C --> T Car. 700: A --> G Car. 739: A --> C Car. 805: A --> C Car. 851: C --> A Car. 1017: A --> G Car. 1122: T --> C Car. 1125: C --> T  
 Nodo 73 : Car. 23: C --> T Car. 79: C --> T Car. 153: T --> C Car. 156: C --> T Car. 242: C --> T Car. 306: C --> T Car. 317: T --> C Car. 492: C --> T Car. 526: A --> G Car. 540: A --> C Car. 990: C --> T Car. 1005: C --> A Car. 1068: C --> T Car. 1092: C --> T Car. 1098: G --> A Car. 1122: T --> A Car. 1124: T --> C  
 Nodo 74 : Car. 77: C --> T Car. 198: G --> A Car. 498: G --> A Car. 502: C --> T Car. 512: C --> A Car. 542: C --> A Car. 601: T --> C Car. 972: A --> T Car. 1125: C --> A Car. 1176: C --> G  
 Nodo 75 : Car. 129: G --> A Car. 197: G --> A Car. 227: A --> C Car. 236: CT --> A Car. 367: A --> C Car. 376: A --> G Car. 383: C --> T Car. 446: A --> C Car. 540: C --> A Car. 946: A --> T Car. 955: A --> T Car. 956: T --> C Car. 963: T --> C Car. 973: A --> C Car. 984: C --> T Car. 1034: A --> G Car. 1086: T --> A Car. 1120: A --> T Car. 1121: T --> C Car. 1239: G --> A Car. 1755: C --> T Car. 2620: A --> G Car. 2693: G --> A Car. 3289: T --> A Car. 3729: A --> G  
 Nodo 76 : Car. 145: G --> A Car. 260: A --> G Car. 319: C --> T Car. 538: T --> A Car. 733: C --> T Car. 793: A --> T Car. 799: C --> A Car. 805: A --> C Car. 974: C --> T Car. 999: C --> T Car. 1041: A --> C Car. 1133: C --> A Car. 1245: C --> T Car. 1575: G --> A Car. 2062: T --> C Car. 2103: G --> A Car. 2108: C --> T Car. 2138: G --> A Car. 2213: G --> T Car. 2419: G --> A Car. 2428: T --> C Car. 2488: T --> G Car. 2794: T --> A Car. 2814: T --> C Car. 2817: T --> C Car. 3106: G --> A Car. 3449: A --> G Car. 3520: A --> G Car. 3560: G --> A Car. 3587: A --> C Car. 3774: G --> A Car. 3851: C --> T  
 Nodo 77 : Car. 23: C --> T Car. 139: C --> T Car. 159: C --> T Car. 203: C --> A Car. 242: C --> T Car. 718: C --> T Car. 727: C --> T Car. 763: T --> C Car. 791: C --> A Car. 802: C --> T Car. 826: C --> T Car. 886: A --> G Car. 912: T --> C Car. 957: A --> C Car. 969: C --> T Car. 993: C --> T Car. 1027: C --> T  
 Nodo 78 : Car. 129: A --> G Car. 196: A --> G Car. 292: A --> G Car. 435: A --> C Car. 443: G --> A Car. 497: T --> A Car. 503: T --> A Car. 504: A --> C Car. 538: A --> T Car. 746: A --> G Car. 769: A --> C Car. 895: A --> G Car. 910: T --> C Car. 916: A --> T Car. 937: C --> T Car. 1074: C --> T  
 Nodo 79 : Car. 165: C --> T Car. 244: A --> G Car. 299: A --> G Car. 307: T --> C Car. 506: C --> A Car. 515: A --> C Car. 534: A --> T Car. 539: A --> C Car. 712: T --> C Car. 743: A --> G Car. 745: T --> A Car. 863: T --> C Car. 883: C --> A Car. 993: A --> C Car. 1009: G --> T Car. 1020: A --> G Car. 1102: C --> T Car. 1144: T --> A Car. 1260: A --> T Car. 1265: A --> G Car. 1315: G --> A  
 Nodo 80 : Car. 26: A --> C Car. 112: G --> A Car. 147: G --> A Car. 174: C --> T Car. 202: T --> A Car. 244: A --> G Car. 265: T --> C Car. 295: A --> G Car. 304: A --> G Car. 341: A --> T Car. 443: G --> A Car. 473: A --> C Car. 490: C --> T Car. 492: C --> T Car. 500: C --> T Car. 576: C --> A Car. 733: T --> C Car. 742: T --> C Car. 760: A --> C Car. 791: C --> A Car. 792: T --> C Car. 793: T --> C Car. 817: C --> T Car. 820: T --> C Car. 922: A --> C Car. 946: A --> C  
 Nodo 81 : Car. 159: C --> T Car. 191: A --> T Car. 226: C --> T Car. 318: C --> T Car. 435: A --> C Car. 495: A --> G Car. 506: C --> A Car. 515: A --> C Car. 742: A --> T Car. 746: A

--> G Car. 781: C --> AT Car. 1003: G --> A Car. 1008: A --> C Car. 1026: C --> A Car. 1104: A --> G Car. 1122: T --> A Car. 1176: C --> G Car. 2190: G --> A Car. 2479: G --> A Car. 3717: G --> A Car. 3718: C --> G

Nodo 82 : Car. 58: A --> C Car. 196: A --> G Car. 202: A --> T Car. 203: C --> A Car. 286: A --> C Car. 368: C --> A Car. 526: A --> C Car. 763: T --> C Car. 796: C --> T Car. 820: C --> T Car. 1119: C --> T Car. 1269: T --> C Car. 1695: T --> C Car. 2202: C --> T Car. 2314: G --> A Car. 3112: A --> G Car. 3563: A --> G

Nodo 83 : Car. 147: G --> A Car. 164: A --> C Car. 293: A --> G Car. 359: C --> T Car. 501: A --> T Car. 556: G --> A Car. 564: T --> C Car. 790: C --> T Car. 801: T --> C Car. 811: C --> T Car. 835: C --> T Car. 904: AC --> T Car. 916: A --> T Car. 1014: A --> C Car. 1068: C --> T Car. 1089: C --> T Car. 1092: C --> T Car. 1107: A --> T

***Lista de sinapomorfias del árbol de consenso del análisis filogenético, basado en caracteres morfológicos y caracteres moleculares mitocondriales***



Nodo 55 : Car. 83: 0 --> 1 Car. 109: 0 --> 1 Car. 118: 0 --> 1 Car. 119: 0 --> 1 Car. 122: 0 --> 1

Nodo 56 : Car. 18: 0 --> 1

Nodo 57 : Car. 34: 0 --> 1 Car. 63: 1 --> 0 Car. 71: 0 --> 1 Car. 96: 0 --> 1

Nodo 58 : Sin sinapomorfias

Nodo 59 : Car. 49: 0 --> 1 Car. 99: 0 --> 1 Car. 110: 0 --> 1 Car. 111: 0 --> 1

Nodo 60 : Car. 40: 2 --> 0 Car. 57: 0 --> 1 Car. 67: 1 --> 0 Car. 92: 1 --> 0 Car. 93: 0 --> 1 Car. 105: 3 --> 1 Car. 107: 0 --> 1 Car. 124: 1 --> 0

Nodo 61 : Car. 39: 0 --> 1 Car. 42: 0 --> 1 Car. 45: 1 --> 0 Car. 51: 0 --> 1 Car. 77: 2 --> 1 Car. 83: 1 --> 2 Car. 112: 1 --> 0 Car. 116: 0 --> 1

Nodo 62 : Car. 16: 0 --> 1 Car. 22: 0 --> 1 Car. 49: 1 --> 0 Car. 61: 0 --> 1 Car. 65: 0 --> 1 Car. 66: 0 --> 1 Car. 67: 0 --> 1 Car. 73: 0 --> 1 Car. 86: 0 --> 1 Car. 95: 1 --> 2 Car. 106: 0 --> 1 Car. 206: T --> C Car. 325: A --> G Car. 416: T --> A Car. 551: C --> T Car. 883: T -->

A Car. 1053: A --> C Car. 1091: C --> T Car. 1097: G --> A Car. 1205: C --> A Car. 1286: A --> C  
 Nodo 63 : Car. 40: 1 --> 2 Car. 297: A --> C Car. 332: T --> C Car. 390: C --> T Car. 444: A --> G Car. 504: G --> A Car. 510: C --> A Car. 832: A --> G Car. 907: C --> A Car. 1000: T --> A Car. 1006: A --> G Car. 1029: A --> C Car. 1030: A --> C Car. 1036: C --> A Car. 1113: T --> A Car. 1262: C --> A  
 Nodo 64 : Car. 8: 0 --> 1 Car. 14: 0 --> 1 Car. 30: 1 --> 2 Car. 38: 0 --> 1 Car. 54: 0 --> 1 Car. 63: 0 --> 1 Car. 221: C --> A Car. 308: A --> G Car. 316: G --> A Car. 326: C --> T Car. 392: C --> T Car. 395: G --> A  
 Nodo 65 : Car. 6: 0 --> 1 Car. 12: 0 --> 1 Car. 28: 0 --> 1 Car. 31: 0 --> 1 Car. 44: 0 --> 1 Car. 45: 0 --> 1 Car. 62: 0 --> 1 Car. 72: 0 --> 1 Car. 79: 0 --> 1 Car. 92: 0 --> 1 Car. 94: 0 --> 1 Car. 103: 0 --> 1 Car. 172: T --> A Car. 173: A --> C Car. 195: A --> T Car. 200: T --> C Car. 206: C --> T Car. 207: C --> T Car. 222: A --> C Car. 251: C --> T Car. 275: A --> G Car. 287: A --> C Car. 324: G --> A Car. 325: G --> A Car. 332: A --> T Car. 356: A --> C Car. 391: G --> T Car. 435: T --> C  
 Nodo 66 : Car. 11: 0 --> 1 Car. 27: 0 --> 1 Car. 32: 0 --> 1 Car. 60: 0 --> 1 Car. 77: 0 --> 2 Car. 81: 0 --> 1 Car. 82: 0 --> 1 Car. 87: 0 --> 1 Car. 112: 0 --> 1  
 Nodo 67 : Car. 33: 1 --> 0 Car. 44: 1 --> 2 Car. 61: 1 --> 0 Car. 110: 1 --> 0 Car. 115: 0 --> 1  
 Nodo 68 : Car. 61: 1 --> 0 Car. 111: 1 --> 0  
 Nodo 69 : Car. 12: 1 --> 2 Car. 36: 0 --> 1 Car. 47: 0 --> 1 Car. 62: 1 --> 0 Car. 65: 1 --> 2 Car. 75: 0 --> 1 Car. 91: 0 --> 1 Car. 94: 1 --> 3 Car. 97: 0 --> 1 Car. 104: 0 --> 1 Car. 105: 3 --> 2 Car. 285: C --> A Car. 286: A --> C Car. 374: G --> A Car. 427: C --> A Car. 628: G --> C Car. 831: C --> A Car. 832: G --> A Car. 861: A --> C Car. 1032: A --> T Car. 1041: A --> C Car. 1044: A --> T Car. 1119: A --> C  
 Nodo 70 : Car. 8: 1 --> 2 Car. 10: 0 --> 1 Car. 25: 0 --> 1 Car. 29: 0 --> 1 Car. 46: 0 --> 1 Car. 56: 0 --> 1 Car. 74: 0 --> 1 Car. 89: 0 --> 1  
 Nodo 71 : Car. 30: 2 --> 3  
 Nodo 72 : Car. 69: 0 --> 1 Car. 70: 0 --> 1 Car. 172: T --> C Car. 187: T --> C Car. 221: C --> A Car. 227: C --> T Car. 261: A --> G Car. 310: G --> A Car. 318: T --> A Car. 362: A --> C Car. 367: G --> A Car. 370: C --> G Car. 444: A --> G Car. 462: A --> G Car. 545: A --> G Car. 560: A --> C Car. 581: A --> G Car. 593: T --> C Car. 595: T --> C Car. 658: A --> C Car. 666: T --> C  
 Nodo 73 : Car. 19: 0 --> 1 Car. 47: 0 --> 1 Car. 59: 0 --> 1 Car. 65: 0 --> 1 Car. 89: 0 --> 1 Car. 109: 1 --> 0 Car. 267: C --> A Car. 284: T --> C Car. 373: A --> T Car. 385: C --> A Car. 420: G --> A Car. 421: A --> G Car. 427: C --> G Car. 464: A --> C Car. 590: G --> A Car. 618: C --> A Car. 625: T --> C  
 Nodo 74 : Car. 173: C --> T Car. 222: C --> T Car. 273: G --> A Car. 285: C --> A Car. 361: C --> T Car. 370: C --> T Car. 466: A --> C Car. 573: T --> C Car. 581: A --> G Car. 593: T --> C Car. 621: C --> T Car. 631: A --> C Car. 690: A --> C  
 Nodo 75 : Car. 7: 1 --> 0 Car. 24: 0 --> 1 Car. 48: 0 --> 1 Car. 89: 0 --> 1 Car. 108: 0 --> 1 Car. 362: A --> T Car. 447: A --> G Car. 690: A --> T Car. 822: C --> T Car. 879: C --> T Car. 891: T --> C Car. 987: C --> T  
 Nodo 76 : Car. 35: 0 --> 1 Car. 44: 1 --> 2 Car. 49: 0 --> 2 Car. 151: T --> C Car. 205: A --> G Car. 332: C --> A Car. 377: A --> G Car. 621: C --> A Car. 663: C --> A Car. 852: C --> T Car. 891: T --> C Car. 903: C --> G Car. 987: C --> T Car. 1040: C --> T Car. 1118: C --> T Car. 1148: G --> A Car. 1247: C --> T Car. 1295: C --> T  
 Nodo 77 : Car. 57: 0 --> 1 Car. 59: 0 --> 1 Car. 102: 0 --> 1 Car. 130: G --> A Car. 227: T --> C Car. 268: A --> C Car. 274: A --> G Car. 316: A --> G Car. 393: T --> A Car. 445: T --> C Car. 581: A --> G Car. 593: T --> C Car. 643: A --> C Car. 692: T --> C Car. 876: T --> A Car. 990: C --> A Car. 1015: A --> C Car. 1062: C --> T Car. 1097: A --> C Car. 1277: A --> G  
 Nodo 78 : Car. 53: 1 --> 0 Car. 211: A --> G Car. 552: A --> G Car. 569: T --> C Car. 642: C --> A Car. 819: A --> C Car. 921: A --> T Car. 949: A --> G Car. 951: C --> A  
 Nodo 79 : Car. 91: 0 --> 1 Car. 94: 1 --> 2 Car. 205: A --> C Car. 355: A --> C Car. 362: A --> C Car. 386: T --> C Car. 816: A --> T Car. 826: C --> T Car. 897: A --> C Car. 960: C --> T Car. 969: C --> T Car. 1068: T --> C Car. 1077: A --> C  
 Nodo 80 : Car. 117: 0 --> 2

Nodo 81 : Car. 46: 1 --> 2 Car. 251: T --> C Car. 286: C --> T Car. 375: C --> A Car. 416: A --> C Car. 445: T --> C Car. 464: A --> C Car. 506: A --> G Car. 511: C --> A Car. 551: T --> C Car. 560: A --> C Car. 630: C --> T Car. 634: C --> T Car. 692: T --> C Car. 825: C --> T Car. 884: C --> T Car. 897: A --> T Car. 910: A --> C Car. 996: C --> T Car. 1062: C --> T Car. 1118: C --> T Car. 1139: C --> A Car. 1155: C --> T Car. 1196: C --> T Car. 1199: A --> C Car. 1266: G --> A Car. 1284: G --> A  
 Nodo 82 : Car. 17: 0 --> 1 Car. 19: 0 --> 1 Car. 20: 0 --> 1 Car. 23: 0 --> 1  
 Nodo 83 : Car. 245: C --> A Car. 273: G --> A Car. 277: T --> C Car. 281: T --> C Car. 288: A --> T Car. 319: A --> C Car. 324: A --> G Car. 383: A --> C Car. 388: A --> G Car. 390: T --> C Car. 421: A --> G Car. 423: A --> G Car. 445: T --> C Car. 463: T --> C Car. 653: A --> G Car. 682: T --> C Car. 738: C --> T Car. 840: T --> C Car. 963: T --> C Car. 1077: A --> C Car. 1079: A --> C Car. 1091: T --> C Car. 1145: A --> G Car. 1157: A --> G Car. 1160: C --> A Car. 1197: C --> T Car. 1220: C --> T  
 Nodo 84 : Car. 325: G --> A Car. 641: A --> T Car. 666: T --> C Car. 978: A --> C Car. 1041: C --> T Car. 1074: A --> G Car. 1307: T --> C  
 Nodo 85 : Car. 4: 0 --> 1 Car. 22: 1 --> 0 Car. 58: 1 --> 2 Car. 59: 0 --> 1 Car. 88: 0 --> 2 Car. 98: 0 --> 1 Car. 149: A --> C Car. 211: A --> T Car. 259: G --> A Car. 267: C --> T Car. 297: C --> A Car. 348: T --> C Car. 361: A --> G Car. 425: C --> T Car. 571: G --> A Car. 644: C --> A Car. 653: C --> A Car. 807: A --> G Car. 809: G --> A Car. 810: G --> A Car. 883: A --> T Car. 919: C --> A Car. 920: T --> C Car. 940: A --> C Car. 1044: T --> A Car. 1050: A --> C Car. 1205: A --> C Car. 1241: A --> C Car. 1271: A --> C Car. 1280: T --> C  
 Nodo 86 : Car. 21: 0 --> 1 Car. 36: 1 --> 0 Car. 221: A --> T Car. 250: C --> T Car. 326: T --> G Car. 459: G --> A Car. 607: A --> G Car. 621: C --> A Car. 663: C --> A Car. 684: A --> G Car. 802: C --> T Car. 805: A --> T Car. 894: C --> A Car. 1015: A --> C Car. 1074: C --> A Car. 1097: A --> C Car. 1250: A --> T  
 Nodo 87 : Car. 326: G --> A Car. 358: A --> C Car. 395: G --> A Car. 622: A --> T Car. 703: C --> A Car. 805: T --> C Car. 819: A --> C Car. 852: C --> T Car. 855: C --> T Car. 909: C --> T Car. 1002: C --> T Car. 1062: C --> T  
 Nodo 88 : Car. 154: A --> C Car. 332: C --> T Car. 364: T --> C Car. 445: T --> C Car. 510: C --> T Car. 828: A --> G Car. 867: A --> C Car. 963: T --> C Car. 979: C --> A Car. 1145: A --> G Car. 1250: T --> C Car. 1253: C --> T  
 Nodo 89 : Car. 151: C --> T Car. 207: C --> T Car. 281: T --> C Car. 284: C --> T Car. 370: C --> T Car. 434: C --> T Car. 445: T --> C Car. 620: C --> T Car. 623: A --> T Car. 625: T --> G Car. 626: G --> A Car. 646: C --> A Car. 653: C --> T Car. 654: A --> G Car. 668: A --> C Car. 855: C --> T Car. 892: G --> A Car. 894: A --> T Car. 948: C --> T Car. 987: C --> T Car. 1011: C --> T Car. 1025: C --> T Car. 1118: C --> T Car. 1133: C --> A Car. 1196: C --> T Car. 1220: C --> T Car. 1226: G --> A Car. 1250: T --> A Car. 1252: T --> C Car. 1304: C --> G  
 Nodo 90 : Car. 151: A --> C Car. 222: A --> C Car. 257: G --> A Car. 325: G --> A Car. 364: T --> A Car. 495: A --> C Car. 504: A --> G Car. 510: C --> T Car. 511: C --> T Car. 574: A --> C Car. 668: C --> A Car. 1074: A --> T Car. 1083: A --> T Car. 1084: T --> C Car. 1091: T --> C Car. 1101: A --> C Car. 1151: A --> C Car. 1160: C --> A Car. 1162: A --> G Car. 1214: T --> A Car. 1248: A --> T Car. 1249: T --> C Car. 1287: C --> A  
 Nodo 91 : Car. 15: 0 --> 1 Car. 105: 2 --> 3 Car. 388: A --> G Car. 390: T --> A Car. 447: C --> T Car. 549: C --> A Car. 666: T --> A Car. 861: C --> T Car. 921: A --> T Car. 927: C --> A Car. 1102: C --> T Car. 1127: C --> T Car. 1169: A --> C Car. 1261: C --> A  
 Nodo 92 : Car. 151: C --> T Car. 267: C --> T Car. 287: C --> T Car. 331: C --> A Car. 370: C --> T Car. 846: C --> T Car. 855: C --> T Car. 891: T --> C Car. 919: C --> A Car. 930: C --> T Car. 954: C --> T Car. 1014: A --> G Car. 1040: T --> C Car. 1085: A --> C Car. 1097: C --> T Car. 1121: C --> T Car. 1155: C --> T  
 Nodo 93 : Car. 257: A --> G Car. 324: A --> G Car. 420: A --> G Car. 563: A --> C Car. 571: G --> A Car. 625: T --> A Car. 631: T --> A Car. 632: A --> C Car. 666: A --> T Car. 874: A --> G Car. 897: A --> C Car. 1023: A --> G Car. 1065: C --> T Car. 1202: C --> T  
 Nodo 94 : Car. 5: 0 --> 1 Car. 88: 0 --> 1 Car. 97: 1 --> 2 Car. 222: C --> A Car. 293: C --> T Car. 372: A --> G Car. 427: A --> G Car. 435: T --> C Car. 634: C --> A Car. 643: A --> C Car. 662: A --> T Car. 667: A --> C Car. 670: A --> C Car. 840: T --> C Car. 871: A --> G Car. 873: T --> A Car. 1121: A --> C Car. 1137: G --> T Car. 1272: T --> A

Nodo 95 : Car. 978: A --> C Car. 1027: A --> G Car. 1044: T --> A Car. 1115: A --> C Car. 1127: T --> C Car. 1266: G --> A Car. 1307: T --> C

Nodo 96 : Car. 154: A --> C Car. 240: G --> A Car. 275: G --> A Car. 302: C --> T Car. 330: T --> A Car. 393: T --> C Car. 423: A --> G Car. 469: A --> T Car. 571: G --> A Car. 601: A --> C Car. 618: C --> T Car. 628: C --> T Car. 704: C --> A Car. 861: T --> C Car. 888: A --> C Car. 919: C --> A Car. 920: T --> C Car. 921: T --> C Car. 945: C --> T Car. 948: T --> C Car. 1050: A --> C Car. 1074: A --> C

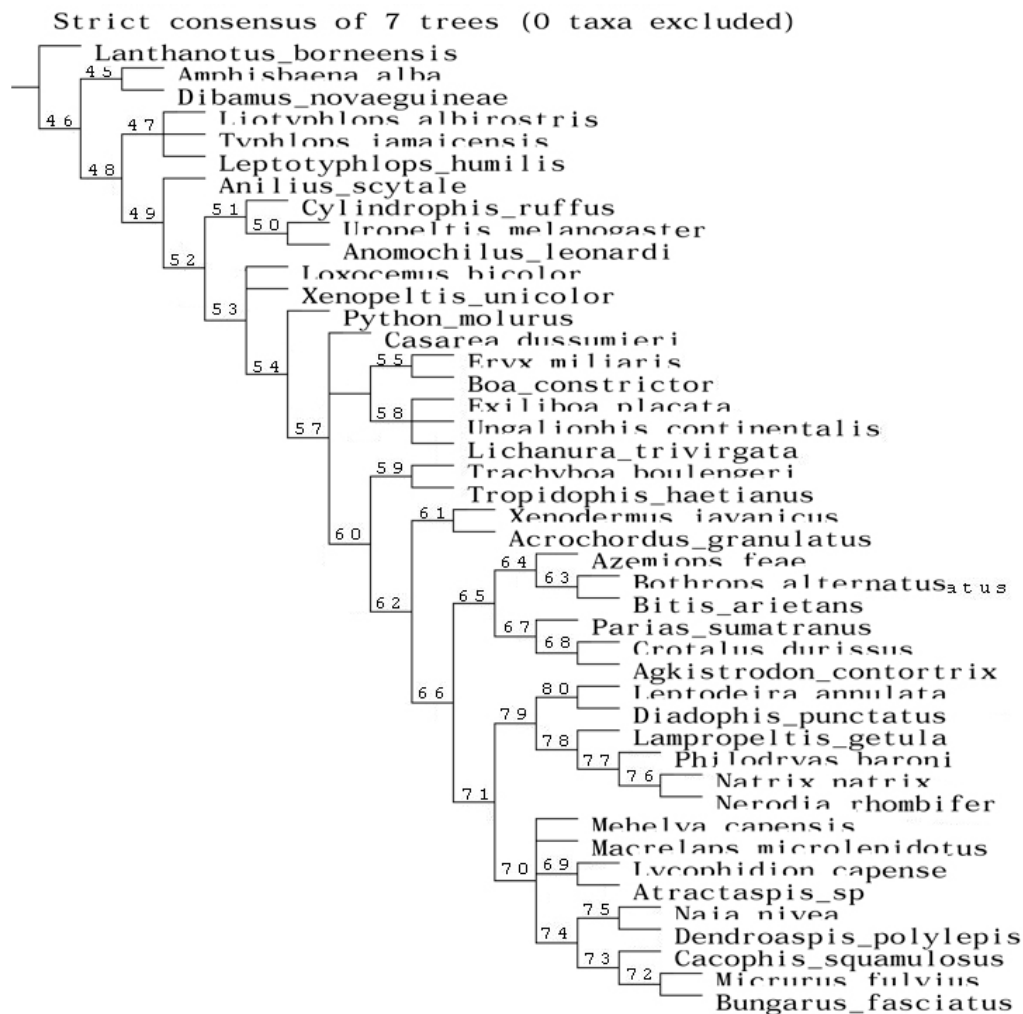
Nodo 97 : Car. 221: T --> C Car. 281: T --> C Car. 434: C --> T Car. 963: T --> C Car. 1044: T --> A

Nodo 98 : Car. 287: C --> T Car. 319: A --> T Car. 364: T --> C Car. 874: A --> G Car. 1131: G --> A Car. 1136: A --> C Car. 1154: C --> A Car. 1232: A --> G Car. 1250: T --> A Car. 1304: C --> G

Nodo 99 : Car. 2: 0 --> 12 Car. 186: A --> C Car. 324: A --> G Car. 330: A --> T Car. 414: A --> CT Car. 496: C --> A Car. 646: C --> T Car. 891: T --> C Car. 924: C --> T Car. 948: C --> T Car. 1247: C --> T Car. 1266: G --> A

Nodo 100 : Car. 275: G --> A Car. 292: A --> C Car. 421: A --> G Car. 629: A --> T Car. 684: G --> A Car. 692: T --> C Car. 918: C --> T Car. 929: T --> C Car. 939: C --> T Car. 1142: A --> C Car. 1196: C --> T Car. 1217: C --> T Car. 1220: C --> T Car. 1235: A --> T

***Lista de sinapomorfías del árbol de consenso del análisis filogenético, basado en caracteres morfológicos y caracteres moleculares mitocondriales y nucleares, excluyendo los taxa fósiles***



Nodo 45 : Car. 13: 2 --> 0 Car. 1316: C --> T Car. 1402: G --> A Car. 1439: G --> A Car. 1440: G --> T Car. 1472: A --> C

Nodo 46 : Sin sinapomorfias

Nodo 47 : Car. 7: 0 --> 1 Car. 13: 2 --> 1 Car. 19: 0 --> 1 Car. 47: 0 --> 1 Car. 50: 0 --> 1 Car. 65: 0 --> 1 Car. 89: 0 --> 1 Car. 100: 0 --> 1 Car. 267: C --> A Car. 373: A --> T Car. 464: A --> C Car. 590: G --> A Car. 1383: G --> A Car. 1421: G --> A Car. 1541: T --> C Car. 1811: C --> T

Nodo 48 : Car. 11: 0 --> 1 Car. 27: 0 --> 1 Car. 32: 0 --> 1 Car. 77: 0 --> 2 Car. 81: 0 --> 1 Car. 82: 0 --> 1 Car. 83: 0 --> 1 Car. 106: 1 --> 0 Car. 110: 0 --> 1 Car. 111: 0 --> 1 Car. 118: 0 --> 1 Car. 119: 0 --> 1 Car. 121: 0 --> 1 Car. 122: 0 --> 1 Car. 127: 0 --> 1 Car. 266: G --> A Car. 268: C --> A Car. 443: G --> A Car. 458: C --> T Car. 503: C --> T Car. 564: T --> A Car. 641: C --> T Car. 654: C --> A Car. 656: T --> C Car. 659: A --> G Car. 669: T --> A Car. 677: A --> G Car. 753: T --> C Car. 762: C --> A Car. 794: C --> A Car. 1377: A --> T Car. 1379: G --> A Car. 1390: G --> A Car. 1407: G --> A Car. 1408: G --> A Car. 1411: A --> G Car. 1445: G --> C Car. 1448: C --> T Car. 1476: G --> A Car. 1496: G --> A

Nodo 49 : Car. 0: 0 --> 1 Car. 1: 0 --> 1 Car. 6: 0 --> 1 Car. 8: 0 --> 1 Car. 12: 0 --> 1 Car. 28: 0 --> 1 Car. 44: 0 --> 1 Car. 45: 0 --> 1 Car. 54: 0 --> 1 Car. 55: 0 --> 1 Car. 62: 0 --> 1 Car. 72: 0 --> 1 Car. 78: 2 --> 1 Car. 79: 0 --> 1 Car. 92: 0 --> 1 Car. 94: 0 --> 1 Car. 95: 0 --> 1 Car. 103: 0 --> 1 Car. 109: 0 --> 1 Car. 195: A --> T Car. 207: C --> T Car. 222: A --> C Car. 251: C --> T Car. 275: A --> G Car. 324: G --> A Car. 391: G --> T Car. 392: C --> T Car. 565: G --> A Car. 621: A --> C Car. 628: AC --> G Car. 629: AT --> C Car. 634: A --> C Car. 636: C --> T Car. 639: A --> T Car. 1322: A --> T Car. 1384: C --> G Car. 1414: G --> A Car. 1430: C --> T Car. 1443: C --> G Car. 1460: C --> T Car. 1545: C --> A Car. 1600: A --> C Car. 1796: T --> C Car. 1853: C --> T Car. 1910: A --> G Car. 1946: A --> C Car. 2021: A --> G Car. 2040: A --> G Car. 2054: C --> T Car. 2099: C --> T

Nodo 50 : Car. 20: 0 --> 1 Car. 30: 2 --> 1 Car. 38: 1 --> 0 Car. 50: 0 --> 1 Car. 54: 1 --> 0 Car. 63: 1 --> 0 Car. 100: 0 --> 1 Car. 151: T --> C Car. 257: G --> A

Nodo 51 : Car. 7: 0 --> 1 Car. 80: 0 --> 1 Car. 273: G --> A Car. 285: C --> A Car. 466: A --> C Car. 573: T --> C Car. 621: C --> T Car. 631: A --> C Car. 2349: A --> C Car. 2489: T --> C

Nodo 52 : Car. 9: 0 --> 1 Car. 142: G --> A Car. 144: C --> T Car. 145: C --> T Car. 171: C --> T Car. 297: A --> C Car. 504: G --> A Car. 834: A --> C Car. 907: C --> A Car. 1000: T --> A Car. 1006: A --> G Car. 1030: A --> C Car. 1036: C --> A Car. 1113: T --> A Car. 1262: C --> A Car. 1605: G --> A Car. 1955: A --> G Car. 2301: T --> G Car. 2937: G --> A Car. 2942: C --> T Car. 3119: A --> C Car. 3354: C --> T

Nodo 53 : Car. 16: 0 --> 1 Car. 22: 0 --> 1 Car. 49: 1 --> 0 Car. 61: 0 --> 1 Car. 64: 0 --> 1 Car. 65: 0 --> 1 Car. 66: 0 --> 1 Car. 67: 0 --> 1 Car. 73: 0 --> 1 Car. 86: 0 --> 1 Car. 89: 0 --> 1 Car. 95: 1 --> 2 Car. 106: 0 --> 1 Car. 364: C --> T Car. 551: C --> T Car. 565: A --> T Car. 883: T --> A Car. 963: C --> T Car. 1091: C --> T Car. 1097: G --> A Car. 1205: C --> A Car. 1286: A --> C Car. 1388: A --> G Car. 1472: A --> G Car. 3288: T --> C

Nodo 54 : Car. 8: 1 --> 2 Car. 10: 0 --> 1 Car. 25: 0 --> 1 Car. 29: 0 --> 1 Car. 39: 0 --> 1 Car. 42: 0 --> 1 Car. 45: 1 --> 0 Car. 51: 0 --> 1 Car. 53: 0 --> 1 Car. 56: 0 --> 1 Car. 83: 1 --> 2 Car. 112: 1 --> 0 Car. 113: 0 --> 1 Car. 116: 0 --> 1 Car. 933: A --> C

Nodo 55 : Car. 35: 0 --> 1 Car. 44: 1 --> 2 Car. 49: 0 --> 2 Car. 77: 2 --> 1 Car. 82: 1 --> 0 Car. 621: C --> A Car. 663: C --> A Car. 852: C --> T Car. 903: C --> G Car. 987: C --> T Car. 1040: C --> T Car. 1118: C --> T Car. 1148: G --> A Car. 1247: C --> T Car. 1295: C --> T Car. 1349: A --> G Car. 1434: G --> T

Nodo 56 : Car. 59: 0 --> 1 Car. 130: G --> A Car. 227: T --> C Car. 268: A --> C Car. 316: A --> G Car. 393: T --> A Car. 445: T --> C Car. 581: A --> G Car. 593: T --> C Car. 643: A --> C Car. 692: T --> C Car. 990: C --> A Car. 1015: A --> CT Car. 1358: C --> G Car. 1397: T --> G Car. 2190: T --> C Car. 2198: G --> T Car. 2203: T --> A Car. 2229: T --> C Car. 2335: C --> G Car. 2400: A --> C Car. 2457: T --> C Car. 2489: T --> C Car. 3577: A --> G Car. 3683: A --> G Car. 3685: T --> C Car. 3793: G --> A Car. 3840: T --> C

Nodo 57 : Car. 7: 0 --> 1 Car. 9: 1 --> 2 Car. 565: T --> C Car. 1937: G --> A Car. 2030: A --> G

Nodo 58 : Car. 53: 1 --> 0 Car. 211: A --> G Car. 819: A --> C Car. 949: A --> G Car. 951: C --> A Car. 1395: A --> G Car. 1897: C --> T Car. 2668: C --> G Car. 2758: G --> A Car. 3396: T --> C Car. 3855: C --> A

Nodo 59 : Car. 61: 1 --> 0 Car. 77: 2 --> 1 Car. 111: 1 --> 0 Car. 120: 2 --> 1 Car. 142: A --> G Car. 143: C --> T Car. 144: T --> C Car. 145: T --> C Car. 201: A --> T Car. 208: T --> C Car. 209: C --> A Car. 211: A --> G Car. 245: C --> A Car. 253: C --> T Car. 258: T --> C Car. 271: G --> A Car. 323: A --> G Car. 324: A --> G Car. 348: T --> A Car. 349: T --> C Car. 350: C --> T Car. 359: G --> A Car. 360: A --> G Car. 388: A --> G Car. 425: C --> T Car. 448: A --> G Car. 469: A --> T Car. 553: T --> C Car. 561: C --> A Car. 568: A --> G Car. 594: T --> A Car. 634: C --> A Car. 653: C --> A Car. 681: A --> C Car. 689: T --> C Car. 690: A --> T Car. 692: T --> A Car. 693: T --> C Car. 703: C --> A Car. 1081: T --> C Car. 1089: A --> G Car. 1145: A --> G Car. 1151: A --> C Car. 1160: C --> A Car. 1163: C --> T Car. 1205: A --> T Car. 1215: A --> G Car. 1217: C --> A Car. 1244: A --> T Car. 1269: C --> A Car. 1270: T --> C Car. 1274: A --> C Car. 1289: A --> C Car. 1537: T --> C Car. 1581: A --> G Car. 1583: A --> T Car. 1598: G --> A Car. 1676: C --> A Car. 1691: G --> A Car. 1724: T --> C Car. 1763: A --> G Car. 1916: A --> C Car. 2021: G --> A Car. 2029: C --> T Car. 2159: A --> C Car. 2270: C --> T Car. 2273: A --> G Car. 2301: G --> T Car. 2302: C --> G Car. 2380: C --> T Car. 2454: A --> G Car. 2763: G --> A Car. 2769: G --> A Car. 2819: A --> T Car. 2822: T --> G Car. 2854: C --> T Car. 2862: A --> G Car. 2937: A --> G Car. 2958: A --> G Car. 3048: G --> A Car. 3066: G --> A Car. 3080: C --> T Car. 3092: C --> T Car. 3094: C --> T Car. 3095: T --> G Car. 3119: C --> A Car. 3123: A --> C Car. 3148: G --> A Car. 3195: A --> G Car. 3196: A --> G Car. 3218: T --> C Car. 3226: A --> G Car. 3231: C --> T Car. 3241: G --> A Car. 3270: T --> C Car. 3309: A --> T Car. 3348: C --> T Car. 3356: G --> A Car. 3367: A --> T Car. 3368: G --> C Car. 3370: A --> T Car. 3371: G --> C Car. 3420: T --> C Car. 3480: A --> G Car. 3510: T --> C Car. 3577: A --> T Car. 3628: A --> G Car. 3641: G --> C Car. 3645: A --> C Car. 3646: G --> T Car. 3668: G --> A Car. 3755: C --> T Car. 3808: C --> T Car. 3815: A --> G Car. 3816: G --> C Car. 3828: T --> C Car. 3876: G --> A Car. 3898: C --> T Car. 3970: G --> A Car. 4018: C --> T Car. 4039: A --> G

Nodo 60 : Car. 47: 0 --> 1 Car. 65: 1 --> 2 Car. 75: 0 --> 1 Car. 91: 0 --> 1 Car. 94: 1 --> 3 Car. 97: 0 --> 1 Car. 104: 0 --> 1 Car. 105: 3 --> 2 Car. 286: A --> C Car. 374: G --> A Car. 427: C --> A Car. 628: G --> C Car. 831: C --> A Car. 861: A --> C Car. 1032: A --> T Car. 1041: A --> C Car. 1044: A --> T Car. 1718: T --> C Car. 2463: T --> C Car. 3792: G --> A Car. 3883: G --> A Car. 3954: A --> C

Nodo 61 : Car. 46: 1 --> 2 Car. 251: T --> C Car. 286: C --> T Car. 375: C --> A Car. 445: T --> C Car. 464: A --> C Car. 506: A --> G Car. 511: C --> A Car. 551: T --> C Car. 560: A --> C Car. 634: C --> T Car. 692: T --> C Car. 825: C --> T Car. 884: C --> T Car. 897: A --> T Car. 910: A --> C Car. 996: C --> T Car. 1118: C --> T Car. 1139: C --> A Car. 1155: C --> T Car. 1196: C --> T Car. 1199: A --> C Car. 1266: G --> A Car. 1284: G --> A Car. 1420: G --> A Car. 1736: C --> T Car. 1874: G --> A Car. 1883: C --> T Car. 3032: C --> T Car. 3254: C --> G Car. 3700: C --> T Car. 3910: C --> T Car. 3997: C --> T

Nodo 62 : Car. 10: 1 --> 2 Car. 17: 0 --> 1 Car. 18: 1 --> 2 Car. 19: 0 --> 1 Car. 20: 0 --> 1 Car. 23: 0 --> 1 Car. 30: 2 --> 3 Car. 41: 0 --> 1 Car. 44: 1 --> 3 Car. 85: 0 --> 1 Car. 90: 0 --> 1 Car. 130: G --> A Car. 151: T --> A Car. 222: C --> A Car. 447: A --> C Car. 581: A --> G Car. 593: T --> C Car. 637: C --> A Car. 840: C --> T Car. 909: A --> C Car. 981: A --> T Car. 1009: A --> G Car. 1010: C --> T Car. 1148: G --> A Car. 1214: A --> T Car. 1272: G --> T Car. 1280: A --> T Car. 1358: C --> T Car. 1388: G --> A Car. 1625: A --> C Car. 1781: C --> T Car. 1982: A --> G Car. 2114: A --> C Car. 2175: G --> A Car. 2178: T --> G Car. 2536: G --> A Car. 2605: T --> A Car. 3407: G --> C Car. 3459: C --> T Car. 3522: C --> T

Nodo 63 : Car. 245: C --> A Car. 273: G --> A Car. 277: T --> C Car. 281: T --> C Car. 288: A --> T Car. 319: A --> C Car. 324: A --> G Car. 383: A --> C Car. 388: A --> G Car. 390: T --> C Car. 421: A --> G Car. 423: A --> G Car. 445: T --> C Car. 463: T --> C Car. 653: A --> G Car. 682: T --> C Car. 738: C --> T Car. 840: T --> C Car. 963: T --> C Car. 1077: A --> C Car. 1079: A --> C Car. 1091: T --> C Car. 1145: A --> G Car. 1157: A --> G Car. 1160: C --> A Car. 1197: C --> T Car. 1220: C --> T

Nodo 64 : Car. 325: G --> A Car. 641: A --> T Car. 666: T --> C Car. 978: A --> C Car. 1041: C --> T Car. 1074: A --> G Car. 1307: T --> C

Nodo 65 : Car. 4: 0 --> 1 Car. 22: 1 --> 0 Car. 58: 1 --> 2 Car. 59: 0 --> 1 Car. 88: 0 --> 2 Car. 98: 0 --> 1 Car. 149: A --> C Car. 211: A --> T Car. 267: C --> T Car. 297: C --> A Car. 348: T --> C Car. 361: A --> G Car. 425: C --> T Car. 571: G --> A Car. 644: C --> A Car. 653: C --> A Car. 807: A --> G Car. 809: G --> A Car. 810: G --> A Car. 883: A --> T Car.

919: C --> A Car. 920: T --> C Car. 940: A --> C Car. 1044: T --> A Car. 1050: A --> C Car.  
 1205: A --> C Car. 1241: A --> C Car. 1271: A --> C Car. 1280: T --> C Car. 1661: T --> C  
 Car. 1745: G --> A Car. 2747: A --> C Car. 2764: C --> G Car. 2768: T --> C Car. 2832: T --  
 > C Car. 2908: A --> G Car. 2943: T --> C Car. 2949: T --> G Car. 3039: A --> G Car. 3142:  
 T --> G Car. 3186: C --> G Car. 3565: C --> G Car. 3613: C --> T Car. 3650: C --> T Car.  
 3664: G --> A Car. 3683: A --> T Car. 3945: A --> G Car. 3952: A --> T Car. 3954: C --> T  
 Car. 4036: A --> C  
 Nodo 66 : Car. 21: 0 --> 1 Car. 221: A --> T Car. 250: C --> T Car. 326: T --> G Car. 459: G  
 --> A Car. 565: C --> A Car. 607: A --> G Car. 621: C --> A Car. 663: C --> A Car. 684: A --  
 > G Car. 802: C --> T Car. 805: A --> T Car. 894: C --> A Car. 1015: A --> C Car. 1097: A --  
 > C Car. 1250: A --> T Car. 1447: G --> T Car. 1490: A --> T Car. 1787: C --> T Car. 2226:  
 T --> C Car. 2227: A --> C Car. 2238: T --> G Car. 2271: T --> C Car. 2295: T --> C Car.  
 2299: A --> G Car. 2303: A --> C Car. 2318: A --> G Car. 2340: T --> G Car. 2347: G --> A  
 Car. 2549: G --> C Car. 2562: G --> A Car. 2607: C --> G Car. 2622: A --> C Car. 2623: A --  
 > C Car. 2628: G --> A Car. 2750: G --> C Car. 2757: T --> A Car. 2803: G --> A Car. 2823:  
 G --> A Car. 2839: G --> A Car. 2895: A --> G Car. 2988: A --> T Car. 3004: G --> T Car.  
 3126: G --> A Car. 3197: C --> G Car. 3303: C --> T Car. 3324: C --> G Car. 3387: A --> T  
 Car. 3393: C --> T Car. 3450: A --> G Car. 3507: T --> C Car. 3592: A --> C Car. 3602: A --  
 > G Car. 3614: C --> G Car. 3616: T --> G Car. 3635: C --> A Car. 3647: A --> C Car. 3663:  
 G --> A Car. 3778: T --> A Car. 3816: G --> A Car. 3993: C --> T Car. 4057: A --> G  
 Nodo 67 : Car. 326: G --> A Car. 358: A --> C Car. 395: G --> A Car. 622: A --> T Car. 703:  
 C --> A Car. 805: T --> C Car. 819: A --> C Car. 852: C --> T Car. 855: C --> T Car. 909: C -  
 -> T Car. 1002: C --> T  
 Nodo 68 : Car. 154: A --> C Car. 332: C --> T Car. 364: T --> C Car. 445: T --> C Car. 510:  
 C --> T Car. 828: A --> G Car. 867: A --> C Car. 963: T --> C Car. 979: C --> A Car. 1145: A  
 --> G Car. 1250: T --> C Car. 1253: C --> T  
 Nodo 69 : Car. 151: C --> T Car. 207: C --> T Car. 281: T --> C Car. 434: C --> T Car. 620:  
 C --> T Car. 654: A --> G Car. 1118: C --> T Car. 1133: C --> A Car. 1220: C --> T Car.  
 1250: T --> A  
 Nodo 70 : Car. 151: A --> C Car. 364: T --> A Car. 495: A --> C Car. 504: A --> G Car. 574:  
 A --> C Car. 1074: A --> T Car. 1083: A --> T Car. 1084: T --> C Car. 1162: A --> G Car.  
 1214: T --> A Car. 1248: A --> T Car. 1249: T --> C Car. 1367: G --> A Car. 1883: C --> T  
 Car. 2748: A --> G Car. 2821: G --> A Car. 3417: T --> A Car. 3857: A --> G  
 Nodo 71 : Car. 15: 0 --> 1 Car. 105: 2 --> 3 Car. 388: A --> G Car. 390: T --> A Car. 447: C -  
 -> T Car. 666: T --> A Car. 861: C --> T Car. 921: A --> T Car. 927: C --> A Car. 1102: C --  
 > T Car. 1127: C --> T Car. 1261: C --> A Car. 1373: C --> T Car. 1703: G --> A Car. 1718:  
 C --> T Car. 2190: T --> C Car. 2231: G --> A Car. 2236: C --> T Car. 2266: G --> A Car.  
 2341: G --> T Car. 2547: G --> A Car. 2556: T --> C Car. 2616: T --> G Car. 2922: T --> A  
 Car. 2942: T --> C Car. 2945: T --> C Car. 3234: G --> A Car. 3577: A --> G Car. 3648: A --  
 > G Car. 3688: G --> A Car. 3715: A --> C Car. 3902: G --> A Car. 3979: C --> T  
 Nodo 72 : Car. 151: C --> T Car. 267: C --> T Car. 287: C --> T Car. 331: C --> A Car. 370:  
 C --> T Car. 846: C --> T Car. 855: C --> T Car. 891: T --> C Car. 919: C --> A Car. 930: C -  
 -> T Car. 954: C --> T Car. 1014: A --> G Car. 1040: T --> C Car. 1085: A --> C Car. 1097:  
 C --> T Car. 1121: C --> T Car. 1155: C --> T  
 Nodo 73 : Car. 324: A --> G Car. 420: A --> G Car. 563: A --> C Car. 571: G --> A Car. 625:  
 T --> A Car. 631: T --> A Car. 666: A --> T Car. 874: A --> G Car. 897: A --> C Car. 1065: C  
 --> T Car. 1202: C --> T  
 Nodo 74 : Car. 5: 0 --> 1 Car. 97: 1 --> 2 Car. 293: C --> T Car. 427: A --> G Car. 435: T -->  
 C Car. 643: A --> C Car. 662: A --> T Car. 667: A --> C Car. 1121: A --> C Car. 1137: G -->  
 T Car. 1272: T --> A Car. 1443: G --> A  
 Nodo 75 : Car. 978: A --> C Car. 1027: A --> G Car. 1044: T --> A Car. 1115: A --> C Car.  
 1127: T --> C Car. 1266: G --> A Car. 1307: T --> C  
 Nodo 76 : Car. 154: A --> C Car. 240: G --> A Car. 275: G --> A Car. 302: C --> T Car. 330:  
 T --> A Car. 393: T --> C Car. 423: A --> G Car. 469: A --> T Car. 571: G --> A Car. 601: A  
 --> C Car. 618: C --> T Car. 628: C --> T Car. 704: C --> A Car. 861: T --> C Car. 888: A -->  
 C Car. 919: C --> A Car. 920: T --> C Car. 921: T --> C Car. 945: C --> T Car. 948: T --> C  
 Car. 1050: A --> C Car. 1074: A --> C



Nodo 77 : Car. 221: T --> C Car. 281: T --> C Car. 434: C --> T Car. 963: T --> C Car. 1044: T --> A  
 Nodo 78 : Car. 287: C --> T Car. 319: A --> T Car. 364: T --> C Car. 874: A --> G Car. 1131: G --> A Car. 1136: A --> C Car. 1154: C --> A Car. 1232: A --> G Car. 1250: T --> A Car. 1304: C --> G Car. 2318: G --> A Car. 2607: G --> A Car. 3845: G --> A Car. 3846: C --> G  
 Nodo 79 : Car. 2: 0 --> 12 Car. 186: A --> C Car. 324: A --> G Car. 330: A --> T Car. 414: A --> CT Car. 496: C --> A Car. 891: T --> C Car. 924: C --> T Car. 1247: C --> T Car. 1266: G --> A Car. 1397: T --> C Car. 1823: T --> C Car. 2330: C --> T Car. 3240: A --> G Car. 3691: A --> G  
 Nodo 80 : Car. 275: G --> A Car. 292: A --> C Car. 421: A --> G Car. 629: A --> T Car. 684: G --> A Car. 692: T --> C Car. 918: C --> T Car. 929: T --> C Car. 939: C --> T Car. 1142: A --> C Car. 1196: C --> T Car. 1217: C --> T Car. 1220: C --> T Car. 1235: A --> T

***Lista de sinapomorfias del árbol de consenso del análisis filogenético, basado en caracteres morfológicos únicamente***



Nodo 55 : Car. 83: 0 --> 1 Car. 109: 0 --> 1 Car. 118: 0 --> 1 Car. 119: 0 --> 1 Car. 122: 0 --> 1  
 Nodo 56 : Car. 18: 0 --> 1  
 Nodo 57 : Car. 34: 0 --> 1 Car. 63: 1 --> 0 Car. 71: 0 --> 1 Car. 96: 0 --> 1  
 Nodo 58 : Sin sinapomorfias

Nodo 59 : Car. 49: 0 --> 1 Car. 99: 0 --> 1 Car. 110: 0 --> 1 Car. 111: 0 --> 1  
 Nodo 60 : Car. 40: 2 --> 0 Car. 67: 1 --> 0 Car. 92: 1 --> 0 Car. 93: 0 --> 1 Car. 100: 0 --> 1  
 Car. 105: 3 --> 1 Car. 107: 0 --> 1 Car. 124: 1 --> 0  
 Nodo 61 : Car. 39: 0 --> 1 Car. 42: 0 --> 1 Car. 45: 1 --> 0 Car. 51: 0 --> 1 Car. 59: 0 --> 1  
 Car. 77: 2 --> 1 Car. 83: 1 --> 2 Car. 112: 1 --> 0 Car. 116: 0 --> 1 Car. 120: 0 --> 2  
 Nodo 62 : Car. 16: 0 --> 1 Car. 22: 0 --> 1 Car. 49: 1 --> 0 Car. 61: 0 --> 1 Car. 64: 0 --> 1  
 Car. 65: 0 --> 1 Car. 66: 0 --> 1 Car. 67: 0 --> 1 Car. 73: 0 --> 1 Car. 80: 1 --> 0 Car. 86: 0 --> 1  
 Car. 95: 1 --> 2  
 Nodo 63 : Car. 20: 1 --> 0 Car. 30: 1 --> 2 Car. 38: 0 --> 1 Car. 40: 0 --> 2 Car. 50: 1 --> 0  
 Car. 54: 0 --> 1 Car. 63: 0 --> 1 Car. 100: 1 --> 0  
 Nodo 64 : Car. 8: 0 --> 1 Car. 9: 0 --> 1 Car. 14: 0 --> 1  
 Nodo 65 : Car. 6: 0 --> 1 Car. 12: 0 --> 1 Car. 28: 0 --> 1 Car. 31: 0 --> 1 Car. 44: 0 --> 1  
 Car. 45: 0 --> 1 Car. 62: 0 --> 1 Car. 72: 0 --> 1 Car. 79: 0 --> 1 Car. 80: 0 --> 1 Car. 92: 0 --> 1  
 Car. 94: 0 --> 1 Car. 103: 0 --> 1  
 Nodo 66 : Car. 11: 0 --> 1 Car. 27: 0 --> 1 Car. 32: 0 --> 1 Car. 50: 0 --> 1 Car. 60: 0 --> 1  
 Car. 77: 0 --> 2 Car. 81: 0 --> 1 Car. 82: 0 --> 1 Car. 87: 0 --> 1 Car. 112: 0 --> 1  
 Nodo 67 : Car. 33: 1 --> 0 Car. 44: 1 --> 2 Car. 61: 1 --> 0 Car. 110: 1 --> 0 Car. 115: 0 --> 1  
 Nodo 68 : Car. 31: 2 --> 1 Car. 61: 1 --> 0 Car. 111: 1 --> 0  
 Nodo 69 : Car. 12: 1 --> 2 Car. 36: 0 --> 1 Car. 47: 0 --> 1 Car. 57: 1 --> 0 Car. 62: 1 --> 0  
 Car. 65: 1 --> 2 Car. 91: 0 --> 1 Car. 94: 1 --> 3 Car. 97: 0 --> 1 Car. 104: 0 --> 1  
 Nodo 70 : Car. 8: 1 --> 2 Car. 10: 0 --> 1 Car. 25: 0 --> 1 Car. 29: 0 --> 1 Car. 46: 0 --> 1  
 Car. 56: 0 --> 1 Car. 74: 0 --> 1  
 Nodo 71 : Car. 30: 2 --> 3 Car. 44: 1 --> 0  
 Nodo 72 : Car. 69: 0 --> 1 Car. 70: 0 --> 1  
 Nodo 73 : Car. 19: 0 --> 1 Car. 47: 0 --> 1 Car. 59: 0 --> 1 Car. 65: 0 --> 1 Car. 89: 0 --> 1  
 Car. 109: 1 --> 0  
 Nodo 74 : Car. 84: 0 --> 1 Car. 120: 0 --> 1  
 Nodo 75 : Car. 53: 1 --> 0 Car. 91: 0 --> 1 Car. 94: 1 --> 2  
 Nodo 76 : Car. 117: 0 --> 2  
 Nodo 77 : Car. 17: 0 --> 1 Car. 19: 0 --> 1 Car. 20: 0 --> 1 Car. 23: 0 --> 1  
 Nodo 78 : Car. 44: 0 --> 3 Car. 68: 1 --> 2 Car. 123: 0 --> 1  
 Nodo 79 : Car. 4: 0 --> 1 Car. 15: 1 --> 0 Car. 22: 1 --> 0 Car. 58: 1 --> 2 Car. 59: 0 --> 1  
 Car. 88: 1 --> 2 Car. 98: 0 --> 1 Car. 105: 3 --> 2  
 Nodo 80 : Car. 15: 0 --> 1 Car. 21: 0 --> 1 Car. 36: 1 --> 0 Car. 76: 0 --> 1 Car. 88: 0 --> 1